Série A, n° 3849
N° d'ordre : 4700

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Sigurdur JÓNSSON

Première thèse. — Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques).

Deuxième thèse. — Propositions données par la faculté.

Soutenues le 1962 **devant la Commission d'examen.**

MM. PLANTEFOL ..... *Président.*
CHADEFAUD ..... } *Examinateurs.*
FELDMANN ..... }

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1962

PUBLIÉES AVEC LE CONCOURS DU
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Série A, n° 3849
N° d'ordre : 4700

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Sigurdur JÓNSSON

Première thèse. — Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques).

Deuxième thèse. — Propositions données par la faculté.

Soutenues le **devant la Commission d'examen.**

MM. PLANTEFOL ..... *Président.*
CHADEFAUD ..... } *Examinateurs.*
FELDMANN ..... }

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

PARIS
MASSON & Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain, 120
1962

PUBLIÉES AVEC LE CONCOURS DU
CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen ..... M. ZAMANSKY.

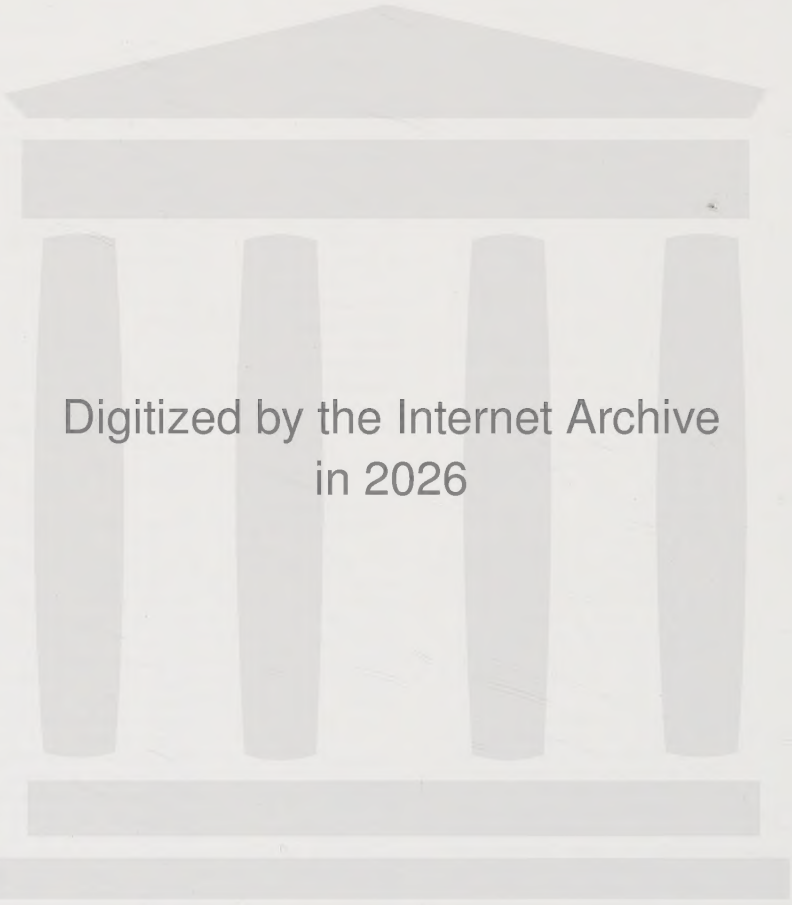
PROFESSEURS

G. JULIA ..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
DE BROGLIE ..... T Théories physiques.
PRENANT ..... T Anat. et Histol. comp.
GRASSÉ ..... T Evol. des êtres organisés.
PRÉVOST ..... T Chimie organique.
CHAUDRON ..... T Chimie appliquée.
WYART ..... T Minéralogie et cristallogr.
TEISSIER ..... T Zoologie.
MANGENOT ..... T Biologie végétale (Orsay).
P. AUGER ..... T Physique quant. et relat.
MONNIER ..... T Physiologie générale.
PIVETEAU ..... T Paléontologie.
ROCARD ..... T Physique (E. N. S.).
H. CARTAN ..... T Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE ..... T Chimie générale.
FAVARD ..... T Géométrie supérieure.
COULOMB ..... T Physique du Globe.
Mlle COUSIN ..... T Biol. anim. (S. P. C. N.).
CHRÉTIEN ..... T Chimie minérale.
P. DRACH ..... T Zoologie.
KASTLER ..... T Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI ..... T Génétique.
RIVIÈRE ..... T Géol. (S.P.C.N.) et sédim.
GAUTHERET ..... T Biologie végétale (P.C.B.).
LUCAS ..... T Recherches physiques.
A. THOMAS ..... T Biologie cellulaire.
ARNULF ..... T Optique appliquée.
M. MORAND ..... T Enseig. de physique.
SOLEILLET ..... T Physique (P. C. B.).
FORTIER ..... T Mécan. expér. des fluides.
DANJON ..... T Astronomie.
PETIT ..... T Biologie maritime.
QUENEY ..... T Météorologie et dynamique atmosphérique.
GALLIEN ..... T Embryologie.
EICHHORN ..... T Botanique.
DE CUGNAC ..... T Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mlle CAUCHOIS ... T Chimie physique.
THELLIER ..... T Physique du Globe.
L'HÉRITIER ..... T Biol. génér. (Orsay).
GRIVET ..... T Radio-Elect. (Orsay).
PONCIN ..... T Mécanique générale.
DUBREIL ..... T Arithmétique et théorie des nombres.
QUELET ..... T Chimie organique.
CAGNIARD ..... T Géophysique appliquée.
CHAMPETIER ..... T Chimie macromolécul.
CUVILLIER ..... T Micropaléontologie.
JUNG ..... T Pétrographie.
TRILLAT ..... T Microscopie et diffraction électronique.
WIEMANN ..... T Chimie org. et structur.
JACQUINOT ..... T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).
VASSY ..... T Physique de l'atmosph.
DESTOUCHES ..... T Théories physiques.
AMIEL ..... T Chimie générale.
HOCART ..... T Minéral. et cristallogr.
J.-P. MATHIEU .... T Physique (Optique).
COUTEAUX ..... T Biologie animale (P.C.B.).
MAY ..... T Zoologie (Orsay).
CHOQUET ..... T Théor. des fonctions et topologie.
FELDMANN ..... T Biologie végétale marine.
GUINIER ..... T Phys. des solides (Orsay).
JOST ..... T Physiologie comparée.
FORTET ..... T Calcul des probabilités et physique mathémat.
SCHWARTZ ..... T Calc. diff. et intégr.
CHOUARD ..... T Physiologie végétale.
MALAVARD ..... T Aviation (Techn. aéronautique).
BRELOT ..... T Calcul différ. et intégral.
NORMANT ..... T Synthèse organ. génér.
BENARD ..... T Chimie minérale.
BUVAT ..... T Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ ..... T Statistiques mathémat.
SOULAIRAC ..... T Psychophysiologie.
ULRICH ..... T Physiologie végétale.
MARÉCHAL ..... T Optique théor. et appl.
KIRRMANN ..... T Théories chimiques.
CHADEFAUD ..... T Botanique.
Mlle LE BRETON .. T Physiol. de la nutrition.
SALEM ..... T Mathématiques générales.
LELONG ..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
DEVILLERS ..... T Anat. et histol. comp.
EHRESMANN ..... T Topologie algébrique.
FRANÇON ..... T Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD ..... T Géogr. phys. et géol. dyn.
GODEMENT ..... T Mathématiques (M. G. P.).
PISOT ..... T Techniques mathémat. de la Physique.
E. ROCH ..... T Géologie.
SCHATZMANN ..... T Astrophysique.
TERMIER ..... T Paléontol. stratigraph.
ZAMANSKY ..... T Mathémat. générales.
LENNUIER ..... T Physiques (M. P. C.).
RIZET ..... T Génétique (Orsay).
ROUTHIER ..... T Géologie appliquée.
Mme TONNELAT ... T Physique théorique.

DIXMIER ..... T Mathématiques (M. P. C.).
SOUCHAY ..... T Chimie générale.
AIGRAIN ..... T Electrotechn. génér.
BRUSSET ..... T Chimie systématique.
M. LÉVY ..... T Physique théorique des hautes éner. (Orsay).
Mme CHAIX ..... T Chimie biologique.
Mme HUREL-PY .. Biol. végétale (P. C. B.).
PIAUX ..... T Chimie (M. P. C.).
BRUN ..... T Mécan. théor. des fluides.
LEDERER ..... T Chimie biologique.
Mme DUBREIL .... T Mathém. (Agrégation).
Mme LELONG ..... T Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR ..... T Géologie (S. P. C. N.).
COTTE ..... T Physique électricité.
J.-E. DUBOIS .... T Chimie organique.
LAMOTTE ..... T Zoologie (E. N. S.).
A. MICHEL ..... T Chimie minér. (Orsay).
OLMER ..... T Energétique générale.
ROUAULT ..... T Electricité (Orsay).
GAUTHIER ..... T Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ ..... T Chimie physique.
BROSSEL ..... T Physique atomique.
BUSER ..... Physiologie comparée.
CAMUS ..... Physiol. vég. (B. M. P. V.).
CASTAING ..... T Physique Orsay.
CURIEN ..... T Minéral. et cristallogr.
MOYSE ..... T Physiol. végét. (Orsay).
NOIROT ..... Evolut. des êtres organ.
PANNETIER ..... T Chimie génér. (Orsay).
POSSOMPÈS ..... T Zoologie.
PULLMANN ..... T Chimie théorique.
TEILLAC ..... T Physique nucl. et radioactivité.
TONNELAT ..... T Biol. physico-chimique.
VILLE ..... T Econométrie.
WILLEMART ..... Chimie (P. C. B.).
DODÉ ..... T Chimie (Orsay).
FREYMANN ..... T Recherches physiques.
GUINOCHET ..... T Biol. vég. (S. P. C. N.) (Orsay).
ROLLET ..... T Chimie (P. C. B.).
Mlle JOSIEN ..... T Chimie (S. P. C. N.).
CHEVALLEY ..... T Géométr. algébr. et théor. des groupes.
ARNOULT ..... T Electronique (Orsay).
CHAPELLE ..... T Physique (Orsay).
DELANGE ..... T Mathématiques (Orsay).
DENY ..... T Mathémat. génér. (Orsay).
GERMAIN ..... T Mécan. théor. des fluides.
G. LUCAS ..... T Géologie.
ALLARD ..... T Chimie physique.
BERTHELOT ..... T Phys. fondamentale des hautes énergies (Orsay).
BRICART ..... T Météorol. et physique de l'atmosphère.
Mme ALBE-FESSARD Psychophysiologie.
FRIEDEL ..... Phys. des solides (Orsay).
M. JULIA ..... Etude des Moléculaires naturelles complexes.
LENDER ..... T Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).
MAGAT ..... Physico-chim. des radio-éléments.

Mlle QUINTIN .... T Electrochimie.
MONOD ..... T Chimie du métabolisme.
BENOIT ..... T Physiol. anim. (Orsay).
DE POSSEL ..... T Analyse numérique.
CHARLOT ..... T Chimie analytique.
HAISSINSKY ..... T Radiochimie.
LÉMÉE ..... T Physiologie végétale (B. M. P. V.), (Orsay).
GUÉRIN ..... T Chimie (M. P. C.), (Orsay).
M. CHATELET ..... Chimie (P. C. B.).
JEAN ..... T Phys. nucl. (Orsay).
MATTLER ..... T Phys. (S. P. C. N.), (Orsay).
Louis MICHEL .... Physique théorique des hautes énerg. (Orsay).
BERGERARD ..... Zoologie (Orsay).
BERTEIN ..... Electronique (Orsay).
BOUISSIÈRES ..... Chimie des radio-élém. (Orsay).
Mme COUTURE .... Thermodynam. et Mécan. physique.
ELLENBERGER .... Géol. appl. sur le terrain.
FRANC ..... Biol. animale (P. C. B.).
SCHNELL ..... Botanique trop. (Orsay).
STOLKOWSKI ..... Physiologie générale.
ACHER ..... Chimie biol. (Orsay).
BAUDOIN ..... Biol. anim. (P. C. B.).
BEAUMONT ..... Biol. anim. (S. P. C. N.).
BLAMONT ..... Géophys., Ionosphère.
BOURREAU ..... Botanique.
D. CURIE ..... Physique (M. G. P.).
DURAND-DELGA ... Géologie.
FRÉON ..... T Chimie organ. (Orsay).
HELLER ..... Physiologie végétale.
TORTRAT ..... Calcul des probabilités.
CAILLEUX ..... Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN ..... T Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL ..... T Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
Mlle FOURCROY .. Biol. végét. (S. P. C. N.).
Mme CHOQUET-BRUHAT ..... T Mécan. analyt. et mécan. céleste.
Mlle VEIL ..... Physiologie générale.
LWOFF ..... T Microbiologie.
SIESTRUNCK ..... T Mécan. phys. et expérim.
LACOMBE ..... T Métallur. des mét. nucl.
BROCHARD ..... T Phys. (P. C. B.) (Orsay).
CABANNES ..... T Mécanique générale.
LESIEUR ..... T Math. (M. P. C.) (Orsay).
MAZET ..... T Mécan. génér. (Orsay).
CAIRE ..... Géographie phys. et géol. dynamique.
COMOLET ..... Mécanique des fluides.
CORABŒUF ..... Physiologie animale.
DELLOUE ..... Physique de l'exosphère.
GORENFLOT ..... Botanique II (Orsay).
HOUILLON ..... Biologie anim. (P. C. B.).
JULLIEN J. ..... Chimie (P. C. B.).
MALGRANGE ..... Techn. math. de la phys.
OLIVIER ..... Anthropologie.
NOZERAN ..... T Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE . Phys. (E. N. S.) (Orsay).

Secrétaire général ..... R. POULLAIN.


Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41538124_0033

RECHERCHES
SUR DES CLADOPHORACÉES MARINES
STRUCTURE, REPRODUCTION, CYCLES COMPARÉS, CONSÉQUENCES SYSTÉMATIQUES

Par Sigurdur JÓNSSON

SOMMAIRE

INTRODUCTION 31

OBJET ET PLAN DU TRAVAIL 34

DÉFINITIONS PRÉLIMINAIRES 35

MATÉRIEL ET TECHNIQUES 38

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF CHEZ LES CLADOPHORACÉES

CHAPITRE PREMIER. — ***Morphologie comparée de l'appareil végétatif adulte*** . 45

I. — **Aspect général du thalle** 45

II. — **Fronde et appareil fixateur** 46

1° LA FRONDE 46

1° Formes simples 46

2° Formes ramifiées 48

A. La formation des rameaux 48

B. Le mode d'insertion des rameaux 48

C. Le mode de croissance des rameaux 51

1° Une sorte de rameaux 51

2° Deux sortes de rameaux 51

2° L'appareil fixateur 54
1° *Appareil discoïde* 54
2° *Appareil fixateur filamenteux* 54
A. Rhizoïdes pluricellulaires 54
B. Rhizoïdes unicellulaires 56
Externes (p. 56); Internes (p. 58).
Conclusion 60

Chapitre II. — ***Développement comparé*** 61

I. — Mode de développement marqué par la formation d'un appareil rampant et d'un appareil dressé 61
1° *La partie rampante est constituée par des filaments* 61
2° *La partie rampante est constituée par un massif cellulaire discoïde.* 65

II. — Mode de développement marqué par l'absence de formation de l'appareil rampant 69
1° *L'appareil dressé, issu directement de l'embryospore, est bien développé* 69
2° *L'appareil végétatif est réduit à une cellule unique* 73
1° *Codiolum petrocelidis* 74
2° *Chlorochytrium inclusum* 75
3° *Codiolum gregarium* 75

Chapitre III. — ***Les types morphologiques. La convergence morphologique chez les Cladophoracées*** 77

I. — Les types morphologiques 77
1° *Concepts* 77
2° *Interprétation* 79

II. — Convergence morphologique 81
Conclusion 82

DEUXIÈME PARTIE

CYTOMORPHOLOGIE COMPARÉE

Caractères généraux de la structure cellulaire chez les Cladophoracées .. 83

Chapitre premier. — ***Etude de la paroi glucidique*** 85

I. — Historique 85

II. — Caractères morphologiques et histochimiques de la membrane 87

III. — Etudes radiocristallographiques de la membrane 91
1° Principe et méthode 91
2° Résultats 92
1° Premier groupe structural : existence d'eucellulose (p. 92) ; 2° Deuxième groupe structural : absence de cellulose vraie (p. 95).
Conclusions 97

CHAPITRE II. — ***Morphologie et évolution de l'appareil plastidial; ses inclusions élaborées*** 98

I. — L'APPAREIL PLASTIDIAL 98

a) L'appareil plastidial indivis et sa différenciation 99

1° Acrosiphonia spinescens 99
2° Spongomorpha lanosa 103
3° Urospora mirabilis 104
4° Les sporophytes unicellulaires 105
Conclusions 105

b) L'appareil plastidial subdivisé 105

a) Réseau plastidial très incomplètement morcelé 106
b) Réseau plastidial tendant à se diviser 106

II. — LES INCLUSIONS ÉLABORÉES DE L'APPAREIL PLASTIDIAL 110

1° Les pyrénoïdes 110

a) Pyrénoïdes polypyramidaux 111
b) Pyrénoïdes bilenticulaires 114

2° Les enclaves amylacées stromatiques 116

CHAPITRE III. — ***Le chondriome et autres inclusions du cytoplasme*** 120

1° Le chondriome 120

2° Les inclusions lipidiques 122

CHAPITRE IV. — ***Le système vacuolaire*** 123

1° Développement du système vacuolaire 123

a) Lors de la germination 123
b) Dans l'appareil végétatif adulte 124

2° Etude de quelques inclusions vacuolaires 127

1° Endochromidies 127
2° Calculs et baguettes endovacuolaires 129
3° Cristaux protéiques 129
4° Composés phénoliques 132

CHAPITRE V. — ***Le noyau, les divisions nucléaires et le cloisonnement*** 133

1° La variation dans la structure cénocytique 133

2° La structure des noyaux; la mitose somatique 134

1° Le cycle mitotique chez le *Lola lubrica* 135
2° Le cycle mitotique chez l'*Acrosiphonia spinescens* 136
3° Le cycle mitotique chez le *Spongomorpha lanosa* 136

3° La mitose somatique et le cloisonnement 138

1° Mode de cloisonnement sans rapport avec les divisions nucléaires. 138
2° Mode de cloisonnement en rapport évident avec les divisions nucléaires 141

TROISIÈME PARTIE

MODE ET CYCLES DE REPRODUCTION

INTRODUCTION 145

CHAPITRE PREMIER. — ***Synthèse historique sur la connaissance de la reproduction chez les Cladophoracées*** 146

1° Les éléments reproducteurs, la gamie, la sexualité 146

2° Les cycles ontogéniques et l'alternance cytologique de phases 146

1° Cycle digénétique isomorphe haplodiplophasique 147

2° Cycle monogénétique diplophasique 149

3° Cycle digénétique hétéromorphe haplodiplophasique 150

CHAPITRE II. — ***Organes reproducteurs chez l'Acrosiphonia spinescens et le Spongomorpha lanosa*** 152

1° Phénologie 152

2° Localisation des organes reproducteurs dans le thalle 153

3° La zoïdogenèse 153

A. La gamétogenèse chez le *Spongomorpha lanosa* 153
Phase nucléaire (p. 154); Phase gamétogène proprement dite (p. 154).

B. La gamétogenèse chez l'*Acrosiphonia spinescens* 156
Phase nucléaire (p. 156); Phase gamétogène proprement dite. (p. 157).

C. Confrontation des résultats avec ceux obtenus chez les autres Cladophoracées 158

D. Conséquences théoriques de l'absence de méiose 159

4° Le mode de déhiscence des organes reproducteurs et le mode d'émission des zoïdes 160

A. Appareil de déhiscence caractérisé par une perforation unique formée par un clapet situé vers l'extrémité supérieure du zoïdocyste. 160
Pore à clapet caduc (p. 160); Pore à clapet non caduc (p. 160).

B. Appareil de déhiscence en boutonnière 162

C. Appareil de déhiscence à papille gélifiée 163

CHAPITRE III. — ***Mode de reproduction et cycle ontogénique de l'Acrosiphonia spinescens et du Spongomorpha lanosa*** 165

I. — ACROSIPHONIA SPINESCENS 166

1° Reproduction et mise en évidence de sa nature gamétophytique et haploïde 166

a) Reproduction 166

1° Méthode d'obtention des spores 166

2° Morphologie et cytologie du zoïde 166

3° Comportement des zoïdes, leur copulation 168

4° Caryogamie 168

5° Sexualité 168

Conclusions 169

b) Devenir des gamètes et des zygotes en culture 169
1° Gamètes restants, développement parthénogénétique haploïde 169
2° Zygotes 170
A. Début de développement 170
B. Développement ultérieur 172
C. Discussion et conclusion 173

2° Reproduction du Codiolum petrocelidis, *mise en évidence de sa nature de sporophyte de l'*Acrosiphonia spinescens 174
1° Reproduction en hiver 175
A. Mise en culture 175
B. Les spores 175
C. Le développement des zoospores 175
2° Reproduction au printemps 176

*3° Conclusions sur le cycle ontogénique de l'*Acrosiphonia spinescens .. 178

II. — Spongomorpha lanosa 179

1° Reproduction et mise en évidence de sa nature gamétophytique ... 179
1° Reproduction 179
A. Morphologie et cytologie du zoïde 179
B. Comportement des zoïdes 180
C. Sexualité 181
2° Evolution des zygotes en culture 181
Conclusions 181

2° Identification du Chlorochytrium inclusum *comme sporophyte du* Spongomorpha lanosa; *étude de sa reproduction* 182
1° Reproduction du *Chlorochytrium inclusum* 183
Obtention et structure des zoïdes 183
2° Devenir des zoospores du *Chlorochytrium* en culture 184
A. Individus libres 184
B. Individus endophytes 186

3° Conclusions sur le cycle ontogénique du Spongomorpha lanosa 186

III. — Les affinités des cycles hétéromorphes de l'*Acrosiphonia spinescens* et du *Spongomorpha lanosa* au sein des Cladophoracées 187
A. Comparaison avec le cycle digénétique isomorphe et le cycle monogénétique diplophasique 187
B. Comparaison avec le cycle hétéromorphe de l'*Urospora mirabilis* .. 189

Considérations théoriques 189

QUATRIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS SYSTÉMATIQUES ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Chapitre premier. — ***Conséquences systématiques*** 195

I. — Historique de la systématique des Cladophoracées 195
II. — Etablissement de la nouvelle famille des Acrosiphoniacées 197
III. — Affinités de la nouvelle famille des Acrosiphoniacées 200
Conclusions 201

Chapitre II. — ***Etude critique sur la délimitation des Siphonocladales et sur la position systématique des Cladophoracées*** 202

I. — Le problème de la séparation des Cladophoracées et des Siphonocladales et de la dislocation de cet ordre 203

II. — Le problème du maintien des Cladophoracées au sein des Siphonocladales 205

Conclusion 210

Chapitre III. — ***Résumé et conclusions*** 211

I. — Morphologie comparée 211

II. — Cytologie comparée 213

III. — Mode et cycles de reproduction 217

IV. — Considérations systématiques 219

Bibliographie 221

Planches I a XVI 231

Í MINNINGU
MÓDUR MINNAR.

INTRODUCTION

Il est reconnu maintenant que les Algues actuelles constituent des embranchements bien distincts les uns des autres. Cette notion s'est vite imposée par le fait même que les Algues offrent une diversité remarquable dans leur composition pigmentaire, se traduisant de façon tout à fait apparente, et permettant de distinguer, dès l'abord, Algues vertes, Algues brunes, Algues rouges, Algues bleues. D'autre part, depuis les travaux de *morphologie comparée,* notamment ceux de Fritsch (1935), repris et développés actuellement par Chadefaud (1951 *b,* 1952 *b,* 1954 *a,* 1957, 1960), on sait que des espèces appartenant à des embranchements différents peuvent offrir à peu près la même structure morphologique. Dans ce cas, le parallélisme évolutif est évident.

Il est beaucoup plus difficile de retracer l'évolution à l'intérieur d'un même phylum. Il faut alors faire appel à une analyse comparée non seulement des caractères morphologiques, mais pour une part de plus en plus grande des caractères cytologiques, biochimiques, ultramicroscopiques et biologiques. C'est notamment dans ce dernier domaine, et plus précisément sur les cycles ontogéniques, que l'on peut toujours s'attendre à des surprises, étant donnée la possibilité de dimorphisme des générations alternantes.

C'est en confrontant ensuite les résultats obtenus en une large *synthèse* que l'on peut juger du degré d'homogénéité du groupe. Tant que ce dernier n'est pas connu de ces points de vue multiples, il a toute chance de représenter un agrégat hétéroclite d'espèces qui, en réalité, n'offrent aucune affinité réelle.

Faute de n'avoir pas tenu suffisamment compte de la possibilité d'un phénomène de convergence morphologique à l'intérieur d'un phylum d'Algues, les anciens phycologues, se basant trop exclusivement sur l'analogie morphologique de l'appareil végétatif, réunissaient dans un même groupe d'Algues des espèces d'aspect analogue, mais sans affinités réelles. De même, des espèces de caractères cytologiques et biologiques identiques, mais d'aspect dissemblable, se trouvaient éloignées les unes des autres. L'algologue d'aujourd'hui est donc obligé d'orienter ses études pour une part de plus en plus grande vers les problèmes

d'ordre cytologique et biologique, touchant davantage à l'intimité même de la matière vivante. Cette tendance est celle de l'Ecole Phycologique française, avec ses deux instigateurs, J. Feldmann et M. Chadefaud.

*
**

Parmi les Algues vertes, la grande famille des Cladophoracées a toujours été considérée comme la plus naturelle, à cause de l'homogénéité des formes qu'elle revêt.

Cependant, certains faits permettaient de penser que, sous son aspect éminemment homogène, cette famille pouvait cacher des espèces, voire des genres non affines. Cela était d'autant plus justifié que certains genres originaires des mers boréales et arctiques, les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha*, demeuraient encore très mal connus à beaucoup de points de vue.

Il nous a donc paru particulièrement opportun d'entreprendre chez les Cladophoracées des recherches comparées portant à la fois sur des problèmes morphologiques, cytologiques et biologiques, afin de pouvoir nous prononcer sur la question posée par la convergence morphologique dans la famille.

Compte tenu du peu de connaissances acquises sur les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha*, nous avons tout d'abord concentré nos efforts pour résoudre les divers problèmes posés par ces Algues, en particulier par leurs cycles de reproduction. Le présent travail est donc en grande partie consacré à ces deux genres d'Algues. Mais le caractère de nos recherches a conduit à un examen indispensable de plusieurs représentants de chacun des autres genres principaux, classés dans la famille des Cladophoracées, pour la plupart mieux connus : *Urospora, Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha* et *Cladophora*.

Malgré la diversité des disciplines auxquelles nous avons fait appel, notre travail nous a paru devoir constituer ainsi un ensemble cohérent, contribuant à une meilleure compréhension des Cladophoracées marines. Il n'a nullement la prétention d'être une étude monographique de la famille.

*
**

Ces recherches ont été effectuées au Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, à la Station Biologique de Roscoff (Finistère), au Laboratoire Arago de Banyuls (Pyrénées-Orientales) et au Laboratoire Maritime du Muséum d'Histoire Naturelle (Dinard). Ce m'est un agréable devoir de remercier ici tous ceux qui, de diverses façons, m'ont apporté, au cours de l'élaboration de ce travail, leur aide matérielle et morale.

A mon Maître, Monsieur le Professeur Plantefol, Membre de l'Ins-

titut, Directeur du Laboratoire de Botanique de la Sorbonne, je ne saurais traduire toute l'étendue de ma reconnaissance. Les conseils précieux qu'il m'a prodigués, le constant intérêt qu'il a bien voulu porter, dès mon arrivée en France, tout d'abord à mes études universitaires à la Sorbonne, puis à l'évolution de mes recherches, sa générosité d'esprit et de cœur, m'imposent la joie de lui témoigner mes sentiments de vive reconnaissance et de respectueuse affection.

J'exprime également ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur Feldmann, Directeur du Laboratoire de Biologie végétale marine à la Sorbonne. Après m'avoir proposé le sujet de ce travail, il m'a constamment orienté et a largement inspiré mes études de sa très grande connaissance sur les Algues marines.

Je voudrais aussi remercier Monsieur Chadefaud, Professeur à la Sorbonne qui, en tant que mon parrain au Centre National de la Recherche Scientifique, a bien voulu suivre mes efforts avec beaucoup d'intérêt et m'a suggéré des critiques pertinentes et précieuses.

Mes remerciements vont également à son Excellence l'ancien Ambassadeur de France en Islande, Monsieur H. Voillery, qui n'a cessé de témoigner une bienveillance extrême à mon égard.

Je me plais enfin à reconnaître une dette toute particulière envers Visindasjódur Islands et le Centre National de la Recherche Scientifique en France qui m'a permis, dans mes fonctions d'Attaché de Recherches, d'accomplir ce travail.

OBJET ET PLAN DU TRAVAIL

L'idée maîtresse de nos recherches a été l'étude comparée d'un groupe d'Algues soumis à des disciplines différentes.

Etant donnée l'étendue du sujet, il fallait circonscrire les problèmes dans chaque domaine envisagé et choisir ceux qui se posaient plus particulièrement pour ces Algues.

⁂

Au point de vue de la *morphologie externe*, considérant la possibilité des phénomènes de convergence, il était d'abord nécessaire de connaître l'organisation générale du thalle adulte, puis son mode de développement. La confrontation des données obtenues devait permettre de dégager les types structuraux ou morphotypes des Cladophoracées.

⁂

L'objet de l'*étude cytologique* a été de connaître et de comparer la structure des principaux constituants morphologiques de la cellule : structure et évolution de l'appareil plastidial et de ses inclusions, morphologie et différenciation du système vacuolaire et étude de son contenu, étude du chondriome, des noyaux, y compris le problème de la structure cénocytique; enfin, étude de paroi cellulaire, à la fois des points de vue de la cytochimie et de la structure physique (au moyen de diagrammes de diffraction de rayons X).

⁂

L'important *problème biologique* posé par le mode de reproduction chez les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* devait être ensuite résolu. Nous nous sommes donc efforcé d'élucider les questions souvent trop négligées relatives aux phénomènes annexes de la reproduction (zoïdogenèse, répartition des zoïdocystes, mode d'émission, appareil de déhiscence, etc.). Puis nous avons tenté d'établir le cycle de développement des Algues étudiées. Cultures expérimentales en laboratoire, contrôles effectués simultanément dans la nature, ont permis d'édifier cette partie essentielle de notre travail.

*
**

Enfin, la discussion des résultats obtenus nous a permis de définir les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* par rapport aux autres genres des Cladophoracées, puis d'éclairer le problème systématique posé par la place à accorder aux Cladophoracées parmi les autres Algues vertes, problème ayant déjà suscité de nombreuses controverses. En conclusion, nous avons été conduit à envisager le problème de l'unité systématique des Siphonocladales.

*
**

La diversité des sujets ne permettait pas d'exposer l'historique des connaissances acquises en un chapitre indépendant, mais faisait souhaiter que ce soit en abordant chaque question que nous mettions en évidence ce que nous devons aux travaux accomplis avant nous.

Au total le plan est donc le suivant :

Après avoir donné les définitions de base indispensables à la compréhension du sujet, nous avons étudié les questions relatives au matériel utilisé et aux techniques employées.

L'exposé de nos recherches proprement dit comprend :

— une première partie consacrée à l'étude comparée de l'organisation morphologique des Cladophoracées;

— une deuxième partie concernant la cytologie comparée;

— une troisième partie, où sont étudiés les problèmes de reproduction, et plus spécialement le problème du cycle de développement de l'*Acrosiphonia* et du *Spongomorpha*;

— une quatrième partie (précédée d'un aperçu historique sur la classification des Cladophoracées), envisageant les conséquences systématiques que l'on peut tirer des résultats de nos recherches.

Enfin, en dernier lieu sont exposées les conclusions générales auxquelles nos études ont permis d'aboutir.

DÉFINITIONS PRÉLIMINAIRES

PLACE CONFÉRÉE AUX CLADOPHORACÉES *PARMI LES ALGUES VERTES ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX*

Nous ne pourrons qu'effleurer ici le problème posé par les affinités réelles des Cladophoracées avec les autres Algues vertes. Nous nous proposons d'y revenir à la fin de ce travail en envisageant les conséquences systématiques des résultats obtenus au cours de nos recherches.

Les Euchlorophycées constituent, avec les Zygophycées et les Charophycées, le grand embranchement des Algues vertes ou Chlorophycées proprement dites. Il s'agit là de végétaux autotrophes, munis de noyaux bien différenciés, et caractérisés par l'existence de complexe chlorophyllien, dépourvu de phycobilines et pauvre en oxycarotène. Leur activité photosynthétique est marquée par l'élaboration exclusivement intraplastidiale des substances amylacées. La reproduction sexuée est générale.

Avec J. Feldmann (Cours à la Sorbonne, 3e cycle, 1958), on peut subdiviser la classe des Euchlorophycées en quatre sous-classes suivant les caractéristiques que présente la structure de leur appareil végétatif (*Monadophycidæ, Coccophycidæ, Septophycidæ* et *Siphonophycidæ*). Ces quatre subdivisions contiennent quinze ordres ou superordres distincts, tant par la structure morphologique de l'appareil végétatif et des cellules flagellées que par la morphologie et la disposition de l'appareil plastidial. Ce dernier peut être unique par cellule (archéoplastidié), en disposition axiale ou pariétale, soit subdivisé en éléments distincts unis par des anastomoses (mésoplastidié), soit enfin, dissocié en nombreux plastes indépendants les uns des autres (néoplastidié). Dans ce dernier cas, les plastes peuvent être de deux sortes, soit tous identiques, constituant des chloroplastes (homoplastidié), soit de deux types distincts : chloroplastes et leucoplastes amylogènes qui voisinent dans la même cellule (hétéroplastidié). Les Cladophorales sont classées dans ce vaste ensemble d'Algues, parmi les *Siphonophycidæ* dont le caractère commun est la structure cénocytique de la cellule. Comme les Sphaéropléales et les Siphonocladales *sensu stricto,* les Cladophorales présentent toutes des formes cloisonnées et l'appareil plastidial est du type mésoplastidié, deux caractères fondamentaux qui permettent de distinguer ces Algues du reste des *Siphonophycidæ*. De même que chez les Siphonocladales *s. st.*, la reproduction s'effectue par une isogamie ou une légère anisogamie, mais jamais par une oogamie comme chez les Sphæropléales. Le mode de reproduction, dans la mesure où il est bien établi, est caractérisé, chez les Cladophorales et les Siphonocladales, par l'existence d'un cycle morphologique marqué par l'alternance d'une génération gamétophytique et d'une génération sporophytique d'aspect identique (cycle digénétique isomorphe) et d'un cycle nucléaire marqué par la succession de phases, haploïde et diploïde (cycle diplohaplophasique). Les organes reproducteurs ne sont pas individualisés.

Les caractères communs du mode de reproduction et de la structure de l'appareil plastidial ont permis de réunir les Cladophorales et les Siphonocladales *s. st.* dans un superordre, celui des Siphonocladales *sensu lato*. Les démarcations entre les Cladophorales et les Siphonocladales sont basées, d'ailleurs assez arbitrairement, sur un mode de division cellulaire dite ségrégative et observée seulement chez les Siphonocladales *s. st.*

Cette classification, en ce qui concerne les Siphonocladales *s. l.*,

souligne l'individualité de ce groupe tel qu'il avait été originalement proposé par Schmitz en 1879 *b*, et adopté ultérieurement par la grande majorité des phycologues. Cette individualité a été méconnue par Fritsch, préoccupé essentiellement par les caractères d'ordre morphologique.

Les Siphonocladales *s. l.* comportent donc les Cladophorales et les Siphonocladales *s. st.*, le premier de ces ordres contenant une seule famille, le second quatre familles indiquées comme ci-dessous. La composition générique des Cladophoracées que nous développons en même temps est celle admise par J. Feldmann en 1938. Nous l'adoptons ici provisoirement :

— Siphonocladales *s. l.*

1° Cladophorales :

— Cladophoracées.
- *Cladophora.*
- *Ægagropila.*
- *Pithophora.*
- *Basicladia.*
- *Lola.*
- *Rhizoclonium.*
- *Urospora.*
- *Acrosiphonia.*
- *Spongomorpha.*
- *Cladostroma.*

2° Siphonocladales *s. st.* :

— Anadyomenacées.
— Valoniacées.
— Siphonocladacées.
— Boodléacées.

Les Anadyomenacées sont placées parmi les Cladophorales par certains auteurs (Fritsch, 1944; Papenfuss, 1955).

Aux caractères généraux et à la délimitation des Cladophorales, également valables pour la famille des Cladophoracées, il faut enfin ajouter qu'il s'agit d'Algues de structure filamenteuse, soit simples, soit ramifiées, formées de cellules presque toutes identiques. Il en résulte que la différenciation morphologique de l'appareil végétatif est très faiblement accusée.

Ce sont des Algues marines, d'eau douce ou saumâtre, qui comptent des représentants dans toutes les parties du monde.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1° Matériel employé.

Les bons résultats des recherches algologiques dépendent essentiellement des récoltes fructueuses et abondantes du matériel frais. Aussi, au cours de notre travail nous avons dû effectuer constamment de nombreuses excursions phycologiques, tant sur les côtes de l'Atlantique et de la Manche, dans les régions avoisinant la Station Biologique de Roscoff et le Laboratoire Maritime de Dinard, que sur les côtes méditerranéennes, dans la région du Laboratoire de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). Nous avons eu la chance de rencontrer en Bretagne les espèces des genres *Spongomorpha*, *Acrosiphonia* et *Urospora*, signalés dans la flore marine de la région. En outre, nos études ont exigé l'examen comparatif aussi étendu que possible d'autres espèces placées dans les différents genres des Cladophoracées. Nous préciserons donc l'ensemble de ce matériel et sa provenance.

Spongomorpha. Acrosiphonia. Urospora.

Nous avons adopté la distinction générique entre *Spongomorpha* et *Acrosiphonia*, proposée par Wille (1900). Nos recherches ont porté essentiellement sur les espèces suivantes :

— *Spongomorpha lanosa* (Roth) Kütz., 1843;
— *Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm., 1893 (1);
— *Acrosiphonia centralis* (Lyngb.) Kjellm., 1893 (1).

Dans le genre *Urospora*, il nous a été possible d'étudier l'espèce unique, trouvée jusqu'alors en Bretagne :

— *Urospora mirabilis* Areschoug, 1866.

(1) Malgré les différences d'apparence morphologique de ces deux espèces, il n'est pas impossible qu'elles appartiennent à une seule espèce, celle que Dillwyn (1809) avait décrite sous le nom de *Conferva arcta*.

P. L. et H. M. Crouan (1852), spécialistes de la flore marine du Finistère, n'ont considéré dans cette région qu'une seule espèce de ce genre : *Conferva arcta* Dillwyn et sa forme *C. arcta f. spinescens* (Dillw.) Crouan, synonyme de *Spongomorpha spinescens* Kütz., décrit d'après un échantillon originaire du Morbihan.

Il en est de même pour les échantillons d'origine française, distribués dans les Herbiers d'Algues du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (Herbier général du Muséum, Herbier Montagne, Herbier Thuret). Ils y figurent sous les synonymes *Conferva arcta, Cladophora arcta,* ou *Spongomorpha arcta.* Il s'agit là aussi pour les collectionneurs d'une seule espèce.

Néanmoins, nous avons trouvé dans ces mêmes collections les deux formes que l'on attribue actuellement à l'*Acrosiphonia spinescens* et à l'*A. centralis* et même

Ces espèces vivent actuellement dans les mers boréales et arctiques (H. Jónsson, 1912), australes et antarctiques (Gain, 1912). Dans l'Atlantique Nord, les côtes de Bretagne correspondent précisément à l'extrême limite Sud de leur aire de répartition géographique. Celle-ci, il est intéressant de le noter, influence clairement la période de végétation de ces Algues. Dans les eaux septentrionales, par exemple sur les côtes d'Islande, où ces genres sont riches en espèces, ces Algues apparaissent au printemps et effectuent leur période de végétation durant l'été. Sur les côtes de France, en Bretagne, par contre, ces espèces font leur apparition vers la fin de l'hiver, au début de mars, accomplissent rapidement leur période de végétation, dans les eaux fraîches du printemps, pour disparaître fin avril, début de mai, lorsque la température des masses marines commence à s'élever. Dans ces régions, cette végétation est donc vernale. Elle ne réapparaît sous la même forme qu'au printemps suivant, après environ 10 mois d'éclipse dans la nature.

En Bretagne, ces espèces sont inégalement réparties dans le temps et dans l'espace. Ainsi, durant la période 1955-1958, nous avons pu constater que l'*Acrosiphonia spinescens* était commun et relativement abondant sur toute la côte Nord du Finistère, aux environs de Roscoff, par exemple à Plouguernau, à Brignogan, au rocher du Loup, à l'île Tisaoson, au Béclem, ainsi que dans la rade de Brest, mais plus particulièrement dans le voisinage de Roscoff, à la pointe de Bloscon. Le printemps suivant, en 1959, cette même espèce n'a pu être récoltée au cours des visites effectuées dans les diverses stations de la côte, de sorte qu'elle semblait devenue très rare, sinon disparue, sous sa forme apparente, tout au moins. Cette même fluctuation se manifeste aussi chez le *Spongomorpha lanosa,* qui normalement forme des populations

des formes intermédiaires réalisant le passage de l'une à l'autre. Notons également que la forme *spinescens,* riche en ramules pointus et ramifiés, est surtout originaire du Finistère, et la forme *centralis,* presque dépourvue de ces caractères distinctifs, de la région de Cherbourg. Ceci est en accord avec notre constatation relative à la rareté de l'*Acrosiphonia centralis* en Finistère. Il ne semble pas exclu que les différentes formes rencontrées soient dues simplement aux facteurs écologiques variables, offerts à la même espèce qui serait le *Conferva arcta.* Cette dernière prendrait donc logiquement le nom de l'*Acrosiphonia arcta.*

Cette hypothèse est appuyée par nos observations sur l'*Acrosiphonia arctiuscula,* espèce rare, que nous avons pu étudier sur des échantillons vivants récoltés dans des conditions particulières (déversoir du vivarium de Langoustes à Roscoff). Cette Algue, formant des coussinets ayant l'aspect de *Vaucheria,* correspond tout à fait aux échantillons distribués dans l'herbier des frères Crouan (Algues marines du Finistère, 1852), et dans celui de Thuret sous le nom de *Cladophora (Spongomorpha) arctiuscula* Kütz. Nous avons pu constater que si cette espèce diffère morphologiquement de l'*Acrosiphonia spinescens* par sa taille beaucoup plus réduite et l'absence de rameaux pointus et enroulés, elle offre par contre une identité totale au point de vue de la structure cellulaire. En plus, l'espèce représente une reproduction identique en produisant des gamètes, qui, après gamie, ont formé des zygotes; ces derniers, en culture, se sont développés directement en engendrant des individus codioloïdes.

C'est cependant seulement après une étude comparative poussée de toutes les espèces rattachées au genre *Acrosiphonia* que l'on pourra se prononcer sur le degré de polymorphisme du genre. Dans l'attente, nous conserverons la nomenclature spécifique ci-dessus.

beaucoup plus localisées que l'espèce précédente, comme nous avons pu le constater par exemple à Saint-Malo, dans la baie de Morlaix, à l'île Callot et à la pointe de Binde, dans la rade de Brest. Dans cette dernière localité, nous avons repéré une station où l'espèce était très abondante aux printemps 1956 et 1957, alors qu'au printemps 1958 elle y était complètement absente. Quant à l'*Acrosiphonia centralis* et à l'*Urospora mirabilis*, ce sont des espèces rares sur les côtes françaises : nous les avons rencontrées deux fois, la première à la Pointe de Binde, la deuxième à l'Anse de Caro, dans la rade de Brest. Au printemps 1960, toutes les espèces précitées ont pu être rencontrées dans la nature, sur les côtes du Finistère.

Toutes ces Algues vivent dans l'étage littoral du balancement des marées. Elles sont en principe émergées à basse mer. L'*Acrosiphonia spinescens* forme des tapis verdoyants revêtant les blocs arrondis et les pans de rochers recouverts de sable, à basse mer, dans les stations battues, tandis que le *Spongomorpha lanosa* constitue des pompons épiphytes sur diverses Algues, telles que des *Fucus*, *Cystoseira*, *Halopteris*, *Sphærococcus*, etc., mais surtout sur le *Polyides rotundus* (Huds.) (Grev.), dans les stations calmes à basse mer ou dans les cuvettes à mi-marée. Cette espèce ne vit pas toujours en épiphyte, mais peut aussi se trouver directement sur les pierres recouvertes de vase. Il s'agit là d'une forme écologique de l'espèce type épiphyte, souvent désignée sous le nom de *Spongomorpha lanosa*, v. *uncialis* (Muelle). Thuret. Elle se rencontre dans les mêmes stations que l'espèce type. Et c'est également dans les stations calmes à basse mer que se trouve l'*Acrosiphonia centralis*. Quant à l'*Urospora mirabilis*, qui est généralement à l'étage supérieur de la zone des marées, sur les rochers où le ressac est violent, nous l'avons observé dans des conditions écologiques tout à fait particulières. Cette Algue a été découverte à ce même niveau de la zone des marées, mais sur des galets et des cailloux arrondis au fond d'un ruisseau. A basse mer, ce ruisseau contient de l'eau saumâtre, mais, à chaque marée, il est envahi par les eaux salines. L'espèce vit ainsi constamment immergée, mais alternativement dans un milieu marin et dans un milieu saumâtre, de sorte qu'elle apparaît nettement euryhaline.

En marge de cette énumération, il faut mentionner quelques Algues unicellulaires, sur lesquelles nos études ont également porté. Il s'agit de :

— *Codiolum petrocelidis* Kückuck, 1894;
— *Chlorochytrium inclusum* Kjellm., 1883;
— *Codiolum gregarium* A. Braun, 1855;

espèces considérées comme indépendantes, et rattachées aux Chlorococcales. Les deux premières de ces Algues sont des endophytes, le *Codiolum petrocelidis* est hébergé entre les filaments d'une Algue encroûtante, *Petrocelis cruenta*, commune à la Pointe de Bloscon, à

marée basse, tandis que le *Chlorochytrium inclusum* vit enfoncé dans les tissus d'autres Algues. D'abord décrite dans la fronde de *Dilsea edulis* (= *D. carnosa*) de l'Océan Arctique (Kjellman, 1883), cette Algue est retrouvée sur les côtes françaises, dans cette même espèce par Bornet (cité d'après Hamel, 1930) et par J. Feldmann (1954), puis identifiée dans le *Polyides rotundus,* où elle est plus fréquente, notamment dans les parties âgées du thalle (S. Jónsson, 1959 *b*). Elle est aussi hébergée par ces mêmes espèces sur les côtes occidentales de la Suède (Levring, 1935; Kylin, 1949). Plus au Nord, dans le fjord de Trondhjem, en Norvège, elle a été trouvée dans le *Rhodymenia palmata* (Printz, 1926), qui est aussi, parmi d'autres espèces, l'Algue support du *Spongomorpha lanosa,* dans ces régions. Sur les côtes islandaises, en plus, le *Chlorochytrium inclusum* a été rencontré dans les frondes du *Phyllophora Brodiæi* v. *interrupta, Halosaccion ramentaceum* et *Turnerella Pennyi* (H. Jónsson, 1903). Enfin, cette dernière espèce est également son hôte au Groenland oriental, à Tasiusak (65°37′) (H. Jónsson, 1904). Cette Algue unicellulaire vit ainsi dans l'Atlantique Nord en endophyte chez diverses espèces d'autres Algues et semble beaucoup plus indifférente vis-à-vis de son hôte que le *Codiolum petrocelidis.*

Nos études ont, enfin, porté sur le *Codiolum gregarium* qui est, selon I. Jorde, le sporophyte de l'*Urospora mirabilis.* Il n'a pas encore été signalé en Bretagne; il est, en revanche, fréquent sur les côtes nordiques où il n'est pas endophyte, mais vit librement sur les rochers au niveau de la haute mer, dans les mêmes conditions que normalement l'*Urospora.* Nous l'avons récolté sur la côte occidentale de l'Islande, à Sandgerdi, au mois d'Août.

Rhizoclonium. Lola. Chaetomorpha. Cladophora.

Nos études ont, en outre, porté sur divers représentants d'Algues marines, appartenant à chacun des genres nommés ci-dessus. Nous nous contenterons d'énumérer les espèces étudiées et leur origine :

	Origines
a) *Rhizoclonium :*	
— *R. Kerneri* Stockm.	Saint-Suliac (dans la Rance).
— *R. riparium* (Roth) Harv.	Anse de Térenez (baie de Morlaix), Roscoff, Aber Benoît.
b) *Lola :*	
— *L. lubrica* A. et G. Hamel.	Dinard.
— *L. implexa* (Harv.) Hamel.	Saint-Enogat (près de Dinard) Saint-Jean-du-Doigt, Banyuls.
— *L.* (?) *capillaris* (Kütz.) Hamel. = *Chætomorpha capillaris* Börges.	Banyuls.

	Origines
c) *Chætomorpha :*	
— *C. æra* (Dillw.) Kütz.	Roscoff.
— *C. linum* (Mueller) Kütz.	Banyuls.
d) *Cladophora :*	
C. crystallina (Roth) Kütz.	Saint-Malo, Roscoff, Banyuls.
— *C. expansa* (Martens) Kütz.	Saint-Malo, Roscoff, Banyuls.
C. flexuosa (Griffiths) Harv.	Ile Tisaoson (près de Roscoff).
C. glaucescens (Griffiths) Harv.	Saint-Malo (Fort national).
— *C. albida* (Hud.) Kütz. v. *refracta* Thuret.	Saint-Enogat (près de Dinard), Roscoff.
— *C. hirta* Kütz.	Saint-Malo (Fort national).
— *C. rupestris* (Linné) Kütz.	Pointe de Bloscon.
- *C. utriculosa* Kütz.	Dinard, Roscoff, Banyuls.
— *C. pellucida* (Hud.) Kütz.	Saint-Enogat, Grotte de Morgat (baie de Douarnenez).
— *C. Huchsinsiae* (Dillw.) Kütz.	Les Grandes Fourches (baie de Morlaix).
— *C. dalmatica* Kütz.	Trieste (mer Adriatique).
— *C. ramosissima* (Drap.) Kütz.	Ile Tisaoson (près de Roscoff).

2° Techniques.

Nous résumerons les principales techniques utilisées pendant tout le cours de nos travaux.

1° Techniques de culture.

Le travail de culture d'Algues pluricellulaires, encore très mal au point, comporte toujours une part de recherche expérimentale pour trouver les conditions optimales du développement de l'Algue.

Milieu de culture. — Parmi les milieux de culture proposés, nous avons adopté celui préconisé par Schreiber (1924), et employé avec succès pour le *Cladophora* par Föyn (1934).

Il se compose de :

NO_3K	0,1 g
PO_4H_2K	0,02 g
Décoction de terre	50 ml
Eau de mer	1 000 ml

La décoction de terre se prépare en faisant bouillir à l'autoclave (120° C pendant 20 minutes), 1 000 g de terre dans 1 000 ml d'eau douce. On décante grossièrement et on filtre plusieurs fois sur papier filtre. La décoction est ensuite filtrée et stérilisée, puis entreposée au frais. L'eau de mer doit être soit filtrée et stérilisée, soit, ce qui risque moins de la dénaturer, simplement filtrée sur un filtre spécial d'amiante, préalablement stérilisé, branché sur une trompe à vide. Les sels, la décoction et l'eau de mer sont mélangés extemporanément au moment de l'emploi.

Obtention des spores et mise en culture. — Le point de départ de la culture est toujours le stade unicellulaire, généralement mobile chez les Algues vertes. En général, on peut provoquer l'émission des spores dans un matériel fertile en soumettant l'Algue à un choc quelconque (changement de température, d'éclairage, ou en la laissant à sec pendant quelques heures). Spontanément, l'émission semble s'effectuer de préférence au lever du jour.

L'isolement des spores émises est facilité par leur phototactisme positif : les spores se tassent contre le bord éclairé du récipient d'où elles peuvent être isolées avec une pipette.

La mise en culture a été réalisée selon le procédé décrit sous le nom de « washing method » par Pringsheim (Man. Phyc., 1951). Cette méthode permet d'obtenir une culture unialgale, mais elle ne saurait être pure.

Conditions de culture. — Nous avons été amené à concevoir une chambre de culture où les deux facteurs essentiels pour le développement de l'Algue, température ambiante et éclairage, puissent être réglables. Il s'agit d'une armoire équipée à la fois de dispositif frigorifique et de dispositif de chauffage, avec résistance électrique, les deux systèmes étant reliés à un thermostat situé à l'extérieur de l'appareil et permettant de commander la température à l'intérieur de la chambre. La température optimum pour la culture des Algues étudiées s'est avérée de l'ordre de 10°-12° C.

L'éclairement est assuré par des tubes fluorescents (« Mazdafluor ») du type « lumière du jour ». Ce dispositif produit à l'intérieur de l'appareil un éclairement de l'ordre de 1 000 lux. La photopériode est assurée par un interrupteur automatique du type « Cotna » (12 h-12 h).

2° Méthodes d'observation.

L'observation sur le vivant, soit directe, soit après coloration vitale (bleu de crésyle, rouge neutre), tient une place capitale en algologie (P. A. Dangeard [1916], P. A. et P. Dangeard [1924], P. Dangeard [1923], Chadefaud [1933 *b*]). Notre examen du contenu cellulaire a été mené presque exclusivement à l'échelle de la microscopie optique. Le microscope interférentiel s'est révélé comme un excellent outil pour les observations vitales (plaste, pyrénoïde, chondriome, spores, flagelles). Dans quelques cas, nous avons fait usage du microscope polarisant pour l'étude physique complémentaire de la paroi cellulaire. L'emploi de l'objectif à immersion à eau s'est montré d'une grande utilité dans le cas d'observations directes de jeunes cultures d'Algues, trop délicates pour être montées entre lame et lamelles. Pour l'étude directe de divers phénomènes de la reproduction (le mode d'émission des spores, leur comportement, l'étude de la sexualité), l'utilisation de chambre humide (cellule de Van Tieghem) a été adoptée avec profit.

3° Techniques cytologiques.

Pour saisir la morphologie d'ensemble de la cellule chez les Algues filamenteuses, on a l'avantage de fixer, colorer et monter *in toto*, sans procéder à la microtomie.

Les méthodes cytologiques employées sont celles de la cytologie optique classique (Langeron, 1949; Lison, 1953).

Parmi les fixateurs essayés, celui de Karpetschenko, en adoptant la modification proposée par Papenfuss, s'est révélé le meilleur. Pour le chondriome, nous avons utilisé avec succès le mélange de Regaud et la méthode préconisée par Guilliermond. La fixation des spores se fait parfaitement aux vapeurs osmiques (solution aqueuse à 2 % de tétroxyde d'osmium).

Nous avons utilisé principalement les colorations suivantes : l'hématoxyline de Regaud (noyaux, chondriome, structure des pyrénoïdes), la coloration nucléale de Feulgen (hydrolyse : 18-20 minutes) et la fuchsine d'Altmann (chondriome). La fuchsine phéniquée de Ziehl-Nielsen nous a permis de colorer intensément les flagelles et de mettre en évidence les filaments extrêmement fins par lesquels ils se terminent.

*
**

Nous avons fait usage, incidemment, de quelques réactions cytochimiques simples qui seront signalées au cours de l'exposé. La méthode radiocristallographique utilisée pour l'étude physique de la membrane sera développée au moment d'envisager ce problème.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF CHEZ LES CLADOPHORACÉES

CHAPITRE PREMIER

MORPHOLOGIE COMPARÉE DE L'APPAREIL VÉGÉTATIF ADULTE

Nous examinerons successivement chez les divers genres envisagés la morphologie du thalle adulte, puis son développement embryologique. Ensuite, nous confronterons les résultats obtenus dans une étude typologique qui mettrait en évidence les caractères morphologiques envisagés.

I. — ASPECT GÉNÉRAL DU THALLE

Une multitude d'espèces rattachées aux différents genres de la famille a été décrite et figurée dans les grands ouvrages descriptifs ou les grandes flores marines, entrepris par divers auteurs, parmi lesquels on peut citer tout particulièrement : Dillwyn (1809), Kützing (1843), Harvey (1846), Hauck (1885), Ardissone (1886), de Toni (1889), Collins (1909).

Les travaux sur la flore marine régionale, effectués dans différents pays, comportent, en plus, des descriptions morphologiques plus ou moins précises des divers représentants des Cladophoracées (Hylmö [1915], Van Goor [1923], Printz [1926], Kylin [1949], Waern [1952], Koster [1955], Slootweg [1948], Den Hartog [1959]).

En France, les Cladophoracées ont fait l'objet de descriptions d'abord par P. L. et H. M. Crouan (1852), puis de Le Jolis (1863) avec la collaboration de Thuret. Par la suite, Hamel (1924) apporte une précieuse contribution à la connaissance morphologique des Cladophoracées, en particulier sur le genre *Cladophora*. Ce travail est ultérieurement complété par J. Feldmann (1937) et Valet (1958), en ce qui concerne notamment certaines espèces méditerranéennes.

La morphologie générale du thalle de diverses espèces des genres *Urospora*, *Spongomorpha* et *Acrosiphonia*, est connue grâce aux études des algologues scandinaves : Agardh (1846), Areschoug (1866), Kjellman (1893), Börgesen (1902), H. Jónsson (1903), Hagem (1908), Printz (1932). En outre, Gain (1912) a décrit et figuré les représentants antarctiques de ces genres, et Sakai (1954) a donné la description de quelques espèces de *Spongomorpha* du Japon.

L'ensemble de ces travaux, portant presque exclusivement sur l'aspect général et les caractères dimensionnels du thalle, a contribué à mettre en évidence la *structure éminemment homogène de l'appareil végétatif des Cladophoracées*. Celui-ci est toujours composé d'une file de cellules se divisant transversalement par bipartitions successives, édifiant un filament, soit simple *(Urospora, Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha)*, soit ramifié *(Cladophora, Acrosiphonia, Spongomorpha)*. Les figures *1* (1 et 2), relatives à l'*Acrosiphonia spinescens* et au *Spongomorpha lanosa*, offrent l'aspect général du type ramifié. De plus, toutes les cellules du thalle sont essentiellement chlorophylliennes et la spécialisation des fonctions y fait pratiquement défaut. On n'observe ni éléments glandulaires, ni poils, ni trichoblastes, ni piquants. La seule différenciation véritable est offerte par l'existence d'un appareil fixateur. Mais celui-ci peut aussi faire défaut lorsque le filament d'Algue à l'état adulte se détache de son substrat pour mener une vie libre et flottante.

On peut cependant distinguer entre la fronde et l'appareil fixateur.

II. — FRONDE ET APPAREIL FIXATEUR

Nous allons tenter une étude comparée pour chacune de ces deux parties distinctes du thalle.

1° La fronde.

1° Formes simples. — Le thalle offre une organisation extrêmement rudimentaire, présentant une série de cellules disposées bout à bout en file linéaire, et croissant par divisions transversales intercalaires et non localisées. La fronde peut être soit dressée perpendiculairement

Fig. 1, *1*.

Spongomorpha lanosa (gamétophyte). Aspect général : rhizoïdes pluricellulaires, rangées de gamétocystes. (Gr. nat. : 2-3 cm.)

Fig. 1, *2*.

Acrosiphonia spinescens (gamétophyte). Aspect général : rameaux pointus dans la partie inférieure du thalle, rameaux hamuleux dans la partie moyenne, rameaux redressés à cellules très allongées dans la partie supérieure du thalle. (Gr. nat. : 8 cm.)

Fig. 1, *1* et *2*. — *Type filamenteux ramifié.*

au substrat, soit rampante, soit flottante. Tous les caractères morphologiques vraiment distinctifs font complètement défaut.

2° ***Formes ramifiées.*** — Le thalle représente un système de filaments ramifiés, dépourvus d'axe morphologique véritable. Les seuls traits morphologiques susceptibles d'être dégagés sont relatifs à la ramification et au mode de croissance de la fronde.

A. — La formation des rameaux. — Les rameaux prennent surtout naissance dans la partie supérieure du thalle, généralement en ordre acropète (fig. 2, 1). Exceptionnellement, l'ordre d'apparition des rameaux peut être inversé (fig. 2, 2 *a* et *b*). Dans tous les cas, la formation d'un rameau se déroule selon un processus simple, caractérisé par le bourgeonnement latéral de la partie supérieure d'une cellule qui n'est jamais une cellule apicale, mais toujours intercalaire (fig. 2, 3 et 4). L'ébauche de rameau s'allonge, d'ailleurs d'une façon variable chez la même espèce, en se dirigeant vers le haut, puis se sépare de la cellule-mère par une cloison transversale pour s'individualiser comme cellule initiale de rameau. Généralement, ce cloisonnement s'opère au niveau même où émerge le jeune rameau, sur le flanc de la cellule-mère. Mais il arrive aussi, comme Brand (1899) l'a bien établi, que le cloisonnement se fasse soit dans l'ébauche même du rameau à un niveau éloigné de la cellule-mère, soit au sein de la cellule-mère elle-même, de sorte que le rameau communique directement avec le segment axial, comme chez le *Siphonocladus* et le *Cladophoropsis*. Il faut noter que les divers modes de cloisonnement peuvent se rencontrer sur le même individu, comme nous l'avons constaté chez le *Cladophora utriculosa*; il ne s'agit pas ici de caractères morphologiques spécifiques.

B. — Le mode d'insertion des rameaux. — Le rameau du *Spongomorpha* et de l'*Acrosiphonia* (fig. 2, 6), au cours de son développement ultérieur, conserve toujours sa position latérale, tandis que celui des *Cladophora* subit tôt ou tard un déplacement qui l'amène à s'insérer sur une portion apicale de la cellule-mère, à côté de la cellule axiale immédiatement superposée qui, ainsi, se trouve refoulée latéralement (fig. 2, 5). C'est le phénomène d'évection décrit par Brand (1899, 1901). Nous l'avons rencontré chez toutes les espèces étudiées du genre *Cladophora*. Il en résulte que le mode d'insertion des rameaux offre un caractère distinctif chez ce genre, d'une part, et chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, d'autre part. Lorsque l'évection est particulièrement accentuée, comme on l'observe souvent dans la région inférieure du thalle du *Cladophora*, le contact entre la cellule basilaire du rameau et la cellule axiale voisine devient de plus en plus étroit et il en résulte une concrescence latérale entre les deux cellules, sur une surface plus ou moins grande.

Etant donnée la différence entre l'infrastructure de la membrane

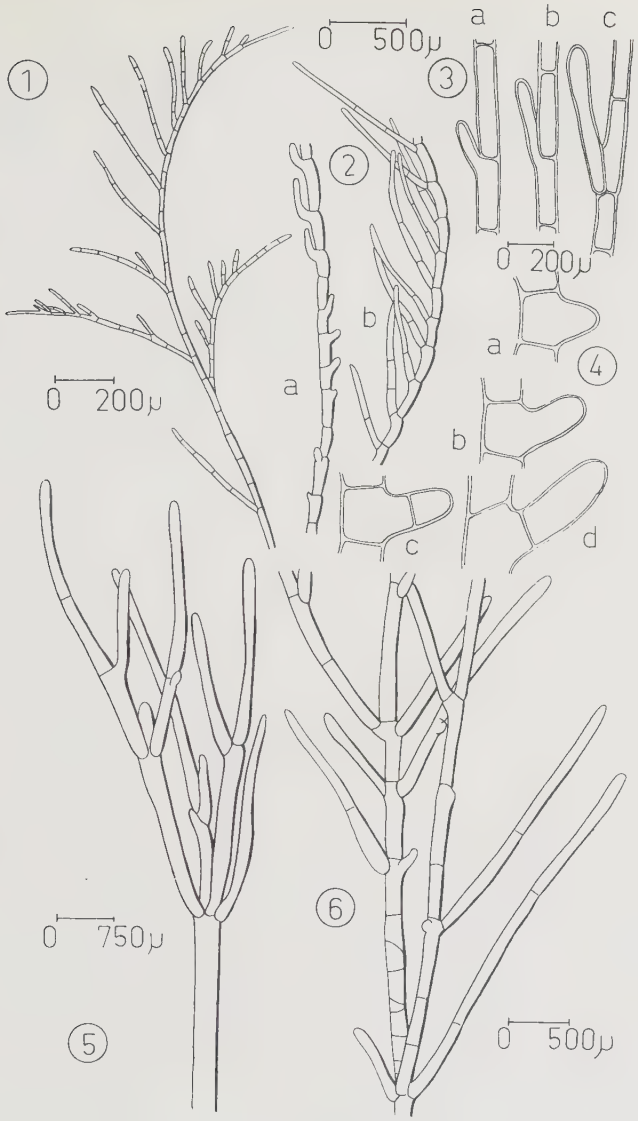


Fig. 2. — *Ramifications.*

1. Rameau terminal du *Cladophora albida,* var. *refracta,* montrant l'apparition acropète des rameaux.

2 *a* et *b*. Rameaux terminaux du *Cladophora hamosa* dont l'apparition est basipète.

3 *a, b* et *c*. Schéma illustrant le mécanisme d'évection chez le *Cladophora (Cladophora rupestris)* :
a, ébauche des ramules;
b, allongement du ramule;
c, fin de l'évection.

4. Stades du processus de ramification, sans le mécanisme d'évection chez le *Spongomorpha lanosa.*

5 et 6. Rameaux terminaux montrant la différence entre les modes d'insertion des rameaux.
5. *Cladophora (Cladophora pellucida).*
6. *Acrosiphonia.*

chez ces deux catégories d'Algues, comme nous le verrons plus loin, il semble logique d'adopter l'interprétation du phénomène de l'évection proposé par Brand (1901) : il s'explique, chez le *Cladophora*, par des étirements différentiels au sein du système lamellaire de la membrane « eine locale Beschleunigung des Flächenwachstums » — lors de la croissance en longueur de la cellule superposée à la cellule génératrice du rameau. Il est possible, en outre, que l'évection soit accentuée par l'accroissement en épaisseur de la partie supérieure de la cellule-mère, conjointement à la poussée basipète de la cellule axiale superposée et de la cellule initiale du rameau, comme l'avait suggéré Nordhausen (1901) pour expliquer le phénomène d'évection. Chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens* où il n'y a pas d'évection de rameaux, on constate l'absence de la structure lamelleuse de la membrane, ce qui nous permet de penser à l'absence de mouvements différentiels dans la membrane lors de la croissance en longueur de la cellule. Par contre, la cellule-mère du rameau s'élargit souvent à son sommet, sans pour autant provoquer le rehaussement du rameau.

L'évection des rameaux, chez le *Cladophora*, pourrait donc s'expliquer par la structure fine de la membrane.

Contrairement à ce qui se passe pour le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, l'insertion des rameaux des *Cladophora* peut être profondément perturbée par la croissance basipète et inégale des cellules. Ceci s'observe fréquemment dans la portion inférieure et âgée du thalle où cette croissance semble plus manifeste que dans les régions sommitales. Le mode et l'angle d'insertion des rameaux peut alors devenir absolument quelconque. Valet (1958) a figuré plusieurs cas illustrant ce phénomène qui ne constitue nullement un caractère morphologique bien défini. On peut rapporter au même phénomène les protubérances dites protoplasmiques, observées par Sakai (1960) au niveau des articulations chez le *Cladophora wrightiana* Harv. du Japon.

Une deuxième conséquence de la croissance basipète dans la partie inférieure du thalle du *Cladophora* est la formation de plissements lamellaires de la membrane au niveau des articulations. Ces plissements intéressent exclusivement la partie supérieure de la paroi propre de la cellule et sont produits lors de la poussée basilaire de la cellule supérieure. Au niveau des ramifications, les plissements peuvent se compliquer en cas de poussée dissymétrique des cellules basilaires des rameaux. Rosenvinge (1892) a décrit ce phénomène, mais l'a faussement interprété comme résultant des étirements des lamelles vers le haut. De même, c'est à tort que Brand (1901, 1908 *b*) attribue les plis angulaires de la membrane à un élément spécial d'articulation (Gelenke) du thalle. On pourrait penser toutefois que les plissements lamellaires puissent accroître la flexibilité du filament d'Algue, et éviter la fragmentation accidentelle du thalle susceptible d'intéresser sa partie inférieure, particulièrement rigide à cause d'une membrane devenue très épaisse.

C. — Le mode de croissance des rameaux. — Selon le mode de croissance des rameaux, on peut distinguer entre rameaux à croissance illimitée et rameaux à croissance limitée. Chez les formes ramifiées des Cladophoracées, on constate que la fronde est composée soit exclusivement de rameaux à croissance illimitée, soit de deux sortes de rameaux, les uns à croissance illimitée, les autres à croissance limitée.

1° *Une sorte de rameaux, à croissance illimitée.* — C'est le cas de la plupart des espèces de *Cladophora* ainsi que celui du *Spongomorpha lanosa* et de l'*Acrosiphonia centralis*. Les rameaux se terminent tous par une cellule à sommet obtus qui fonctionne comme une cellule initiale apicale.

Pour les *Cladophora, C. rupestris,* par exemple, la croissance du rameau s'effectue exclusivement aux dépens de cette cellule qui subit des bipartitions successives, engendrant chaque fois une cellule végétative ordinaire et une nouvelle cellule initiale apicale, de tailles sensiblement égales (photo, pl. I, 4). Dans ce cas, on ne constate pas une croissance intercalaire du rameau.

Chez le *Spongomorpha lanosa,* le rameau croît non pas seulement par le jeu d'une cellule apicale initiale, mais aussi par des bipartitions des cellules intercalaires, notamment dans la portion subapicale et médiane du thalle. Dans cette région, les cellules sont beaucoup plus petites qu'ailleurs, souvent isodiamétriques (fig. *1,* 1). D'après Berthold (1882), le développement du rameau chez le *Cladophora fracta* s'effectue aussi selon le mode intercalaire et apical.

En somme, malgré qu'ils présentent un mode de croissance différent, tous les rameaux de la fronde sont fondamentalement identiques.

2° *Deux sortes de rameaux : rameaux à croissance illimitée et à croissance limitée.* — C'est un cas beaucoup plus rare, presque exceptionnel. L'*Acrosiphonia spinescens* en est un exemple.

Les rameaux à croissance illimitée sont situés dans la région supérieure de la fronde. Comme chez le *Spongomorpha,* ils croissent aux dépens des divisions répétées d'une cellule apicale initiale très active, de même que de cellules intercalaires mal localisées et moins actives. La cellule initiale s'allonge considérablement avant de se diviser. Elle devient environ douze fois plus longue que large, puis se cloisonne en isolant une petite cellule apicale, nouvelle initiale. La cellule végétative sous-jacente peut par la suite subir des bipartitions. Ce mode de croissance avait déjà été signalé par Agardh (1846) pour les espèces scandinaves.

Les rameaux, dans cette région du thalle, sont donc formés de cellules caractéristiques particulièrement allongées.

Les rameaux à croissance limitée sont localisés dans la partie inférieure et moyenne du thalle et leur extrémité est pointue. Ils s'édifient par des divisions exclusivement intercalaires et diffuses, engendrant des petites cellules parfois isodiamétriques qui contrastent avec

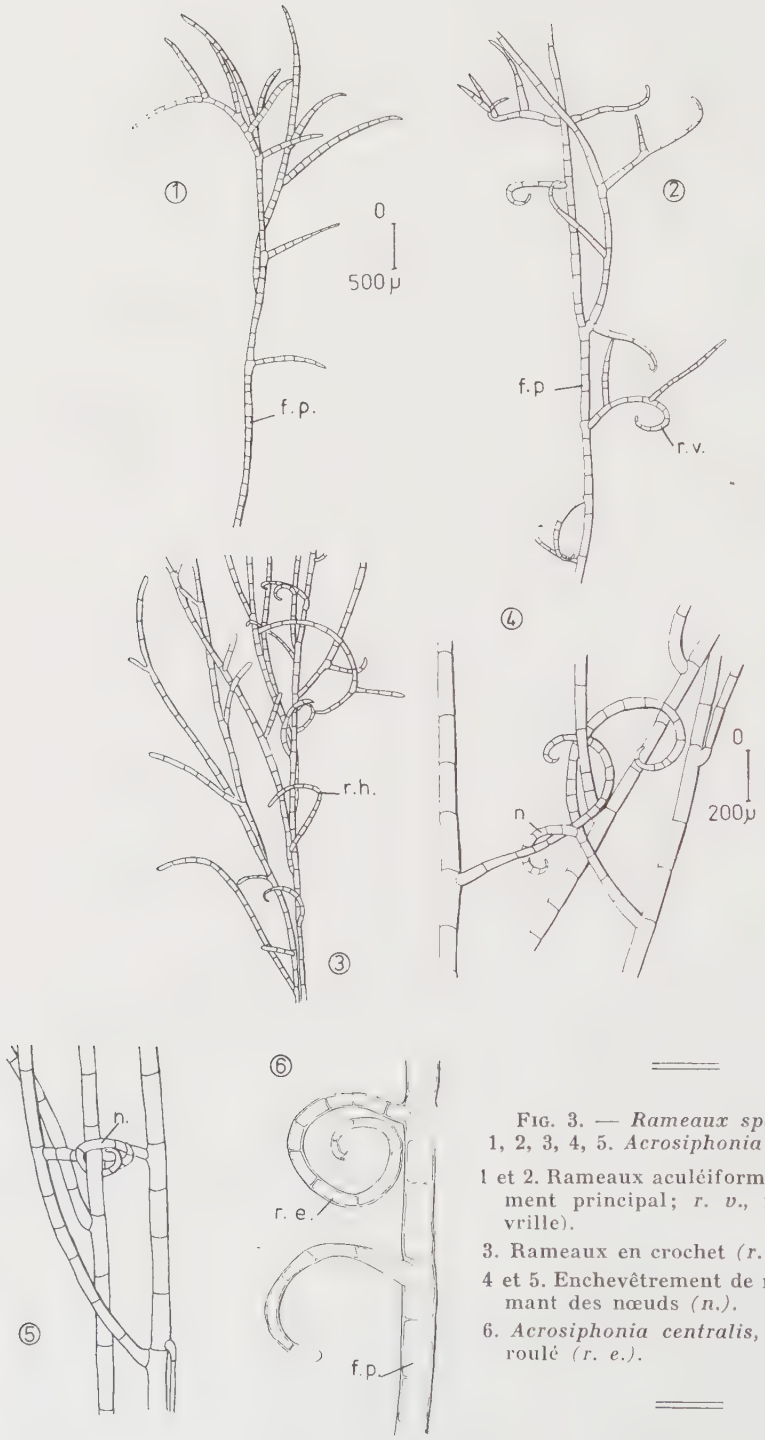


Fig. 3. — *Rameaux spécialisés.*
1, 2, 3, 4, 5. *Acrosiphonia spinescens.*

1 et 2. Rameaux aculéiformes (*f. p.*, filament principal; *r. v.*, rameaux en vrille).

3. Rameaux en crochet *(r. h.)*.

4 et 5. Enchevêtrement de ramules formant des nœuds *(n.)*.

6. *Acrosiphonia centralis*, ramule enroulé *(r. e.)*.

les cellules allongées des rameaux à croissance illimitée. La cellule aciculaire terminale ne se divise pas. Au point de vue de l'aspect, on peut distinguer entre deux types, avec d'ailleurs tous les intermédiaires : les *rameaux aculéiformes* et les *rameaux en crochets*.

Les rameaux *aculéiformes* (fig. *3*, 1 et 2) sont situés vers la base de l'appareil végétatif. Ils portent des rameaux secondaires, soit unilatéralement, soit sans ordre particulier. Les jeunes rameaux sont d'abord droits, presque spiculiformes, mais ne tardent pas à s'infléchir. Les rameaux *en crochets* font suite aux rameaux aculéiformes. La figure *3*, 3 montre un filament principal garni de rameaux en crochets. Ceux-ci ont tendance à s'enrouler en hameçons, à leur extré-

Fig. 4. — *Croissance définie.*
Cladophora hirta. Rameau terminé par des cellules aciculées.

mité, soit vers le haut, soit vers le bas, pour prendre la configuration de vrilles. Ce système peut se compliquer par des ramifications secondaires, d'abord d'aspect aculéiforme, ensuite hamuleux. Il peut s'étendre jusqu'aux rameaux ordinaires, notamment dans la région axiale du thalle où les filaments demeurent resserrés.

Il est évident que les rameaux spéciaux chez l'*Acrosiphonia spinescens* jouent un rôle de consolidation de l'édifice filamenteux. Ils sont susceptibles de former des nœuds parfois inextricables (fig. *3*, 4 et 5). D'autre part, il ne semble pas improbable que cette adaptation spéciale soit due à un tropisme de contact qu'offrent les rameaux les uns par rapport aux autres, car le phénomène de thigmotropisme n'est pas inconnu chez les Algues (Chemin [1927] l'a démontré expérimentalement chez le *Bonnemaisonia hamifera*). On peut penser, en outre, que l'agitation de l'eau puisse stimuler ce phénomène chez

cette espèce vivant dans des stations fortement battues. En culture au laboratoire, les plantes ne présentent jamais de rameaux spéciaux. Chez l'*Acrosiphonia centralis* qui fréquente des endroits beaucoup plus calmes, presque tous les rameaux sont à croissance illimitée; quelques rares rameaux spéciaux s'observent à la base du thalle (fig. *3*, 6). Il apparaît fort vraisemblable que les espèces du genre *Acrosiphonia* soient très polymorphes et que les caractères tirés de la morphologie du thalle aient une valeur tout à fait relative.

Parmi les espèces de *Cladophora*, nous avons noté, chez le *Cladophora hirta*, que les cellules apicales des rameaux deviennent rapidement aciculaires. Dès lors, elles n'assurent plus l'édification du filament qui croît par des divisions intercalaires (fig. 4). Il semble aussi en être de même pour le *Cl. boodleoides* dont certains rameaux du thalle se terminent par des disques adhésifs qui contribuent à anastomoser les filaments comme chez le *Microdictyon*.

2° *L'appareil fixateur.*

A la suite de Brand (1905) qui a consacré une étude particulière à cet organe chez les Cladophoracées, on peut distinguer deux types d'organisation différents : l'*appareil fixateur discoïde* (Haftscheibe), constitué de l'expansion membranaire de la cellule basale, et l'*appareil fixateur filamenteux* formé de rhizoïdes à croissance basipète, issus de cellules à divers niveaux du thalle, mais surtout de sa partie inférieure.

1° L'appareil discoïde. — Il est relativement peu fréquent. Il a cependant été signalé incidemment par divers auteurs chez quelques espèces de *Rhizoclonium*, *Lola*, *Chætomorpha*. C'est à tort que Brand croit à son inexistence chez le genre *Cladophora*, car le *Cladophora pygmæa* en possède d'une façon particulièrement développée. A en juger d'après les figures données par Skuja (1937), des crampons membranaires de ce type, chez le *Cladostroma*, peuvent se former aussi bien au niveau de la cellule basale qu'à celui des cellules supérieures de la fronde, qui est rampante.

Chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*, l'appareil fixateur de ce type fait complètement défaut.

2° *L'appareil fixateur filamenteux.* — C'est le dispositif d'ancrage du thalle le plus courant chez ces Algues. Contrairement à Brand, nous faisons une distinction entre *rhizoïdes pluricellulaires* et *rhizoïdes unicellulaires*.

A. — Rhizoïdes pluricellulaires. — Le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens* présentent ce type. Il fait défaut chez les autres genres. Les rhizoïdes sont toujours descendants et adventifs; ils croissent par le jeu d'une cellule apicale très allongée.

La figure 5, 1 et 2, montre les portions inférieures de l'appareil végétatif chez ces deux espèces. On reconnaît dans les deux cas le filament dressé principal, dont l'extrémité basale se termine par une cellule altérée. Les rhizoïdes, issus du flanc du filament principal, ou du rameau porté par celui-ci, à des niveaux variables, descendent souvent en s'enlaçant le long du filament principal, mais sans former

Fig. 5. — *Rhizoïdes pluricellulaires descendants.*
1. *Spongomorpha lanosa.* — 2. *Acrosiphonia spinescens.*

une cortication autour de lui. Les rhizoïdes principaux sont susceptibles de se ramifier pour former des rhizoïdes secondaires. Leur extrémité se termine par une cellule obtuse, souvent très allongée.

Nous constatons que l'appareil rhizoïdal est plus développé chez l'*Acrosiphonia* que chez le *Spongomorpha*. On remarque, de plus, que le rhizoïde principal aussi bien que les rhizoïdes secondaires

s'insèrent latéralement dans la portion inférieure d'une cellule rhizogène, dont ils sont séparés par une cloison transversale, située généralement extérieurement à celle-ci. Tous ces rhizoïdes sont constitués de cellules étroites, mais allongées, à paroi fine, et contenant un appareil plastidial faiblement chargé en chlorophylle, renfermant peu de substances élaborées. Contrairement à l'appareil dressé, les rhizoïdes présentent un phototactisme négatif.

B. — Rhizoïdes unicellulaires. — Ce type ne se rencontre pas chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, mais dans tous les autres genres de la famille. Avec Wille (1911), on peut distinguer les *rhizoïdes externes* (extrakutikulare Versterkungsrhizine) et les *rhizoïdes internes* (intrakutikulare Versterkungsrhizine).

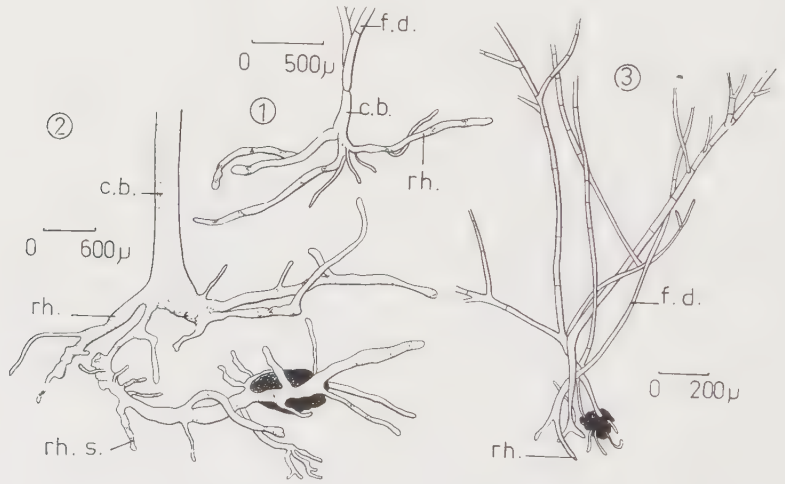


Fig. 6. — *Appareil rhizoïdal unicellulaire.*
1. *Cladophora utriculosa.* — 2. *Cladophora pellucida.* — 3. *Cladophora crystallina.*
(*f. d.*, filament dressé; *c. b.*, cellule basale; *rh.*, rhizoïde; *rh. s.*, rhizoïde secondaire.)

1° *Rhizoïdes unicellulaires externes.* — Selon leur localisation, on peut avoir affaire aux deux cas suivants :

— Dans le premier cas, *les rhizoïdes prennent naissance à partir de la cellule basale.*

Ce type d'appareil fixateur est particulièrement développé chez les *Cladophora* proprement dits. Chez le *Cladophora utriculosa* (fig. *6*, 1 et 3), la cellule basale se divise, au contact du substrat, en plusieurs rhizoïdes capables d'émettre des rhizoïdes secondaires plus grêles. Ces formations sont analogues, mais beaucoup plus importantes, chez le *Cladophora pellucida*, espèce pérennante. C'est encore exclusivement à partir de la cellule basale que se forment de nombreux rhizoïdes allongés et ramifiés, unicellulaires, susceptibles de s'enlacer

autour des obstacles rencontrés, ou de s'insinuer dans les anfractuosités du substrat rocheux (fig. *6*, 2) par une sorte d'haptotropisme. Ces rhizoïdes sont aussi capables d'émettre des rameaux dressés qui engendrent, à la manière de véritables stolons, un nouvel appareil végétatif, contribuant ainsi activement à la multiplication végétative de l'Algue.

— Dans le deuxième cas, *les rhizoïdes adventifs sont issus de cellules situées à différents niveaux de la fronde.*

Chez le *Cladophora prolifera*, selon G. Hamel (1930), et le *Cladophora Tildii*, espèce polynésienne décrite par Brand (1905), *les*

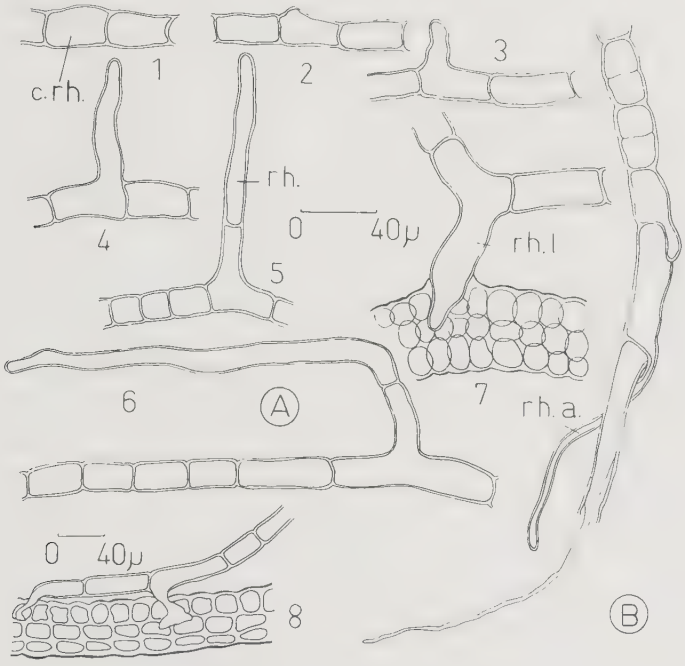


Fig. 7. — *Rhizoïdes latéraux unicellulaires.*

A. — 1, 2, 3, 4, 5, 6 : développement du rhizoïde latéral chez le *Rhizoclonium riparium*; 7, 8 : sa pénétration dans une Algue support.

B. — Développement des rhizoïdes latéraux adventifs *(rh. a.)* chez l'*Urospora mirabilis* après fragmentation du filament.

rhizoïdes adventifs prennent ainsi naissance dans les cellules situées immédiatement au-dessus de la cellule basale, elle-même rhizogène. Les uns et les autres se terminent à leur extrémité par des crampons. Cette organisation n'est pas sans rappeler celle de l'appareil rhizoïdal du *Microdictyon*. Mais il est, contrairement aux constatations de Brand (1905), bien différent de celui de l'*Acrosiphonia*, notamment de l'*Acrosiphonia flabelliformis* H. Jónsson, pour lequel Brand avait voulu établir sur cette base des affinités avec l'espèce polynésienne.

Cependant, les rhizoïdes adventifs ne sont pas toujours aussi strictement localisés.

En effet, chez l'*Urospora mirabilis*, toute une série de cellules au-dessus de la cellule basale est capable d'émettre en formation acropète des rhizoïdes descendants unilatéraux qui s'allongent tout en demeurant en communication ouverte avec la cellule-mère. La formation de ces rhizoïdes peut être facilement étudiée à la suite de fragmentation accidentelle ou expérimentale d'un filament d'Algue (fig. 7, B). Mais si ce type de rhizoïde peut être très important (comme chez l'*Urospora Wormskioldii* [Mert.] Rosenv. où G. Hamel [1930] a pu compter 19 articles munis chacun d'un rhizoïde adventif), il peut aussi faire entièrement défaut, comme chez l'*Urospora læta* (Schousb.) Boerges. qui est, il est vrai, une espèce épiphyte.

Dans d'autres cas, les rhizoïdes adventifs naissent d'une cellule intercalaire quelconque. C'est notamment le cas du *Rhizoclonium riparium*. Le filament rampant possède, outre le rhizoïde basilaire terminal, des rhizoïdes latéraux tout le long du filament, à intervalles irréguliers. Leur formation s'effectue par une excroissance latérale d'une cellule ordinaire (fig. 7, A : 1 à 4). D'abord, le rhizoïde se développe perpendiculairement au filament, mais s'infléchit ensuite pour devenir parallèle à ce dernier. Devenu très long, le rhizoïde peut souvent se cloisonner transversalement. Mais parfois il ne se sépare pas de la cellule-mère, et pénètre directement dans le tissu d'une Algue-support (*Enteromorpha*, par exemple) (fig. 7, A : 7 et 8). Dans ce dernier cas, une fragmentation du filament peut se produire entre la cellule rhizogène et une cellule ordinaire adjacente.

Ces appendices, par leur rôle fixateur et leur structure cellulaire (plaste faiblement pigmenté, paroi mince), représentent bien des rhizoïdes et non des rameaux latéraux, comme l'a cru Wille (1911).

2° *Rhizoïdes unicellulaires internes.* — Dans ce cas, l'appareil rhizoïdal demeure en position axiale sans être édifié exclusivement aux dépens de la cellule basale. Sa formation s'effectue par un mécanisme particulier décrit par Rosenvinge (1892), notamment chez le *Chætomorpha ærea*, caractérisé par un phénomène de vieillissement et de rajeunissement successifs de la cellule basale, sans que la paroi externe de celle-ci soit affectée.

En effet, comme nous avons pu le confirmer chez cette espèce, après l'appauvrissement du contenu cellulaire de la cellule basale primitive, la cellule située immédiatement au-dessus s'accroît vers le bas, refoulant devant elle la cloison transversale qui se plaque contre la paroi cellulaire, délimitant un épaississement annulaire à l'intérieur de la cellule basale. Puis la cellule supérieure finit par remplir la cavité de la cellule basale. Ce phénomène peut se répéter, comme en témoigne l'existence, chez les individus âgés du *Chætomorpha ærea*, de plusieurs bourrelets membranaires successifs. Chaque fois, la cellule basale subit une élongation tout en acquérant une membrane de plus en plus épaisse. Un autre type filamenteux simple, que nous attribuons au

Chætomorpha Linum, possède ce même type d'appareil rhizoïdal. Chez cette espèce, tout au moins chez les jeunes individus, il est particulièrement évident que la cellule basale peut, à son extrémité, former de nombreuses digitations (fig. *8*, 1) rayonnant sur le substrat autour de la cellule basale dressée. Il semble donc que ce type de rhizoïde soit assez caractéristique du genre *Chætomorpha*.

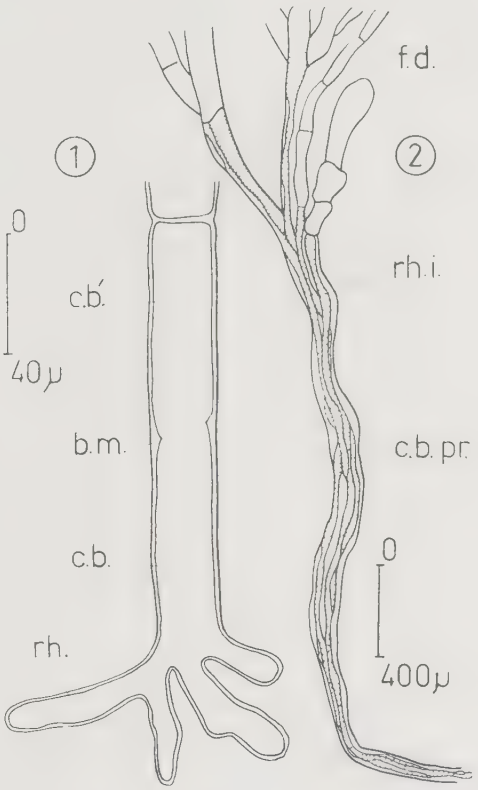


Fig. 8.
Rhizoïdes unicellulaires internes.

1. *Chætomorpha Linum :* digitation du rhizoïde interne *(rh.)* à l'extrémité de la cellule basale; *b. m. :* bourrelet membranaire laissé par la cloison transversale perforée ayant séparé la cellule basale *(c. b.)* de la cellule basale primaire *(c. b')*.
2. *Cladophora rupestris :* Rhizoïdes internes *(rh. i.)* engainés dans la cellule basale primitive *(c. b. pr.)*.

Néanmoins, une organisation analogue s'observe chez le genre *Cladophora* proprement dit, mais un peu plus compliquée du fait de la ramification de l'appareil végétatif. C'est notamment le cas du *Cladophora rupestris*. En coupe optique longitudinale (fig. *8*, 2), nous avons pu constater que ces rhizoïdes sont engendrés par des cellules en contact immédiat avec la cellule basale dégénérée. Il en résulte qu'au niveau d'un nœud de ramification le nombre des rhizoïdes s'engageant dans l'étui vide de la cellule basale, peut être supérieur à l'unité, contrairement au cas précédent. Des rhizoïdes internes analogues ont été décrits chez les Algues rouges *Griffithsia* et *Polysiphonia* (Rosenvinge, 1892). Ils rappellent, en outre, le développement de rhizoïdes intracellulaires du *Ceramium diaphonum* var. *zostericola* décrit par M^me^ Feldmann-Mazoyer (1940) et assimilable, selon cet auteur, aux formations thylleuses dans les vaisseaux des plantes vasculaires.

Conclusion.

La morphologie comparée du thalle adulte fait ressortir un certain nombre de caractères complexes, d'importance tout à fait relative, pour établir des rapprochements génériques au sein de la famille. Parmi les formes filamenteuses simples, on ne voit aucun caractère distinctif valable. Chez les formes ramifiées, le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia* ne se distinguent guère du *Cladophora* que par la présence de rhizoïdes pluricellulaires et l'absence d'évection des rameaux.

Si l'étude de la morphologie du thalle adulte ne présente aucun intérêt pour la recherche d'affinités intergénériques, elle nous dévoile néanmoins l'organisation morphologique générale de ces Algues.

CHAPITRE II

DÉVELOPPEMENT COMPARÉ

En l'absence de caractères morphologiques distinctifs du thalle adulte, nous avons tenté de rechercher dans le domaine embryologique des critères plus valables, en comparant le développement des embryospores issues soit des zygotes, soit des zoospores. Cette étude avait pour but de connaître la mise en place des principaux constituants morphologiques de l'appareil végétatif, c'est-à-dire l'appareil fixateur et l'appareil dressé ou fronde.

Cette étude, qui n'avait jamais été envisagée tout particulièrement chez les Cladophoracées, nous a permis de distinguer entre deux modalités fondamentalement différentes :

— formation d'un appareil rampant et d'un appareil dressé;

— absence de formation de l'appareil rampant.

I. — MODE DE DÉVELOPPEMENT MARQUÉ PAR LA FORMATION D'UN APPAREIL RAMPANT ET D'UN APPAREIL DRESSÉ (HÉTÉROTRICHIE)

Ce type de développement est réalisé, lors de l'édification de l'appareil végétatif, à partir de spores issues de sporophytes coccoïdes du *Spongomorpha lanosa* et de l'*Acrosiphonia spinescens*. (Comme nous l'avons établi antérieurement [S. Jónsson, 1959 *a*, 1959 *b*], ces sporophytes sont, respectivement, le *Chlorochytrium inclusum* et le *Codiolum petrocelidis*.) Dans les deux cas, l'appareil rampant peut se présenter sous forme soit de filament, soit de disque. Nous envisagerons séparément ces deux possibilités.

1° La partie rampante est constituée par des filaments.

1° Formation du protonéma. — La figure *9* et la planche XI nous montrent les premiers stades successifs de la formation du protonéma chez l'*Acrosiphonia spinescens*. Le développement, immédiat, commence par l'accroissement en volume de l'embryospore. Celle-ci

s'allonge en s'étendant dans le plan du substrat et atteint une longueur environ double de son diamètre. On assiste alors à la formation de la première cloison transversale divisant la cellule en deux parties égales (fig. *9*, A 2). La cellule-fille, ainsi engendrée par l'embryospore, s'allonge à son tour (fig. *9*, A 3) et ne tarde pas à se diviser (fig. *9*, A 4). Quant à l'embryospore, bien individualisée par son volume et

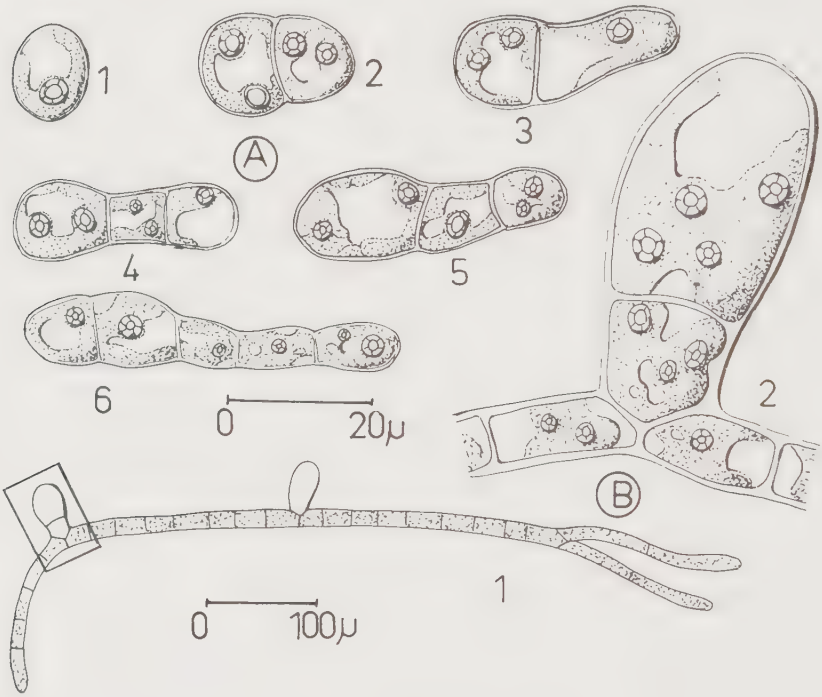


FIG. 9. — *Acrosiphonia spinescens.*

Premiers stades du développement du gamétophyte. Formation du thalle hétérotriche à filament protonématique rampant.

A. — 1. Embryospore (issue de zoospore quadriflagellée), munie d'un plaste pariétal et d'un pyrénoïde.
2. Embryospore après le premier cloisonnement transversal.
3, 4 et 5. Stades successifs dans la formation du protonéma.
6. Jeune filament protonématique constitué de 5 cellules.

B. — 1. Filament protonématique à ramification terminale dichotomique et portant deux ébauches de rameaux dressés.
2. Détail de 1 : mode d'insertion caractéristique du rameau dressé sur le filament protonématique.

parfois par sa forme assez irrégulière, elle subit de nouvelles divisions et il en est ainsi de suite pour toutes les cellules (fig. *9*, A 5 et 6). Il en résulte un filament mesurant en moyenne 6 µ de diamètre (fig. *9*, B 1), constituant le protonéma, fortement appliqué au substrat par une substance mucilagineuse sécrétée par les cellules, et engainant le filament.

Chez le *Spongomorpha lanosa*, la formation du protonéma se déroule essentiellement de la même façon. La figure 10 et la planche XIV, 3 et 4, nous montrent que l'embryospore débute son développement en émettant une protubérance dans laquelle se répand le contenu

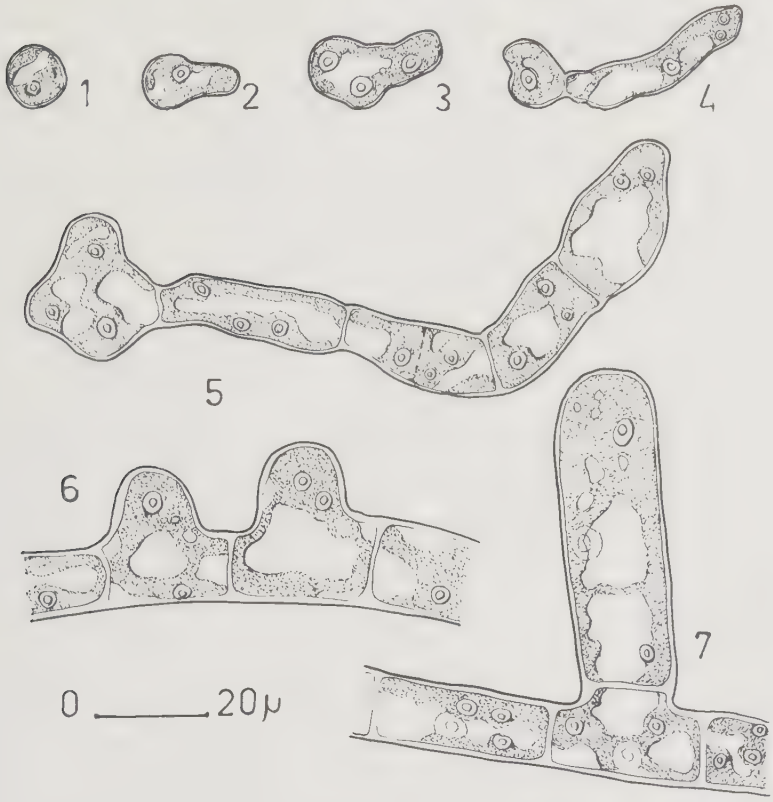


Fig. 10. — *Spongomorpha lanosa.*

Premiers stades du développement du gamétophyte avec formation du thalle hétérotriche à filament protonématique.

1. Embryospore (issue de zoospore quadriflagellée) possédant un plaste pariétal renfermant un pyrénoïde et un stigma.
2, 3. Germination de l'embryospore.
4. Embryospore après le premier cloisonnement transversal.
5. Jeune filament protonématique dont une cellule intercalaire est en voie de cloisonnement.
6. Deux ébauches de rameaux dressés, issus directement de la paroi latérale des cellules protonématiques (cf. phot. 4, pl. XIV).
7. Mode d'insertion caractéristique du rameau dressé sur le filament protonématique (cf. phot. 4, pl. XIV).

cellulaire (fig. *10*, 2 et 3), puis se cloisonne transversalement (fig. *10*, 4). Au bout de 3 jours, le jeune protonéma comprend 2 cellules; au bout de 12 jours, la sixième cellule est en voie de formation, ce qui décèle une croissance relativement rapide (fig. *10*, 5).

Il n'est pas rare d'observer la ramification du protonéma ainsi

formé chez l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *9*, B 1). Il est alors intéressant de constater que celle-ci s'effectue toujours aux dépens de la cellule terminale, par une dichotomie. Nous n'avons pas observé cette particularité chez le *Spongomorpha lanosa*.

2° ***Formation des filaments dressés.*** – Lorsque le protonéma a atteint une certaine longueur (très variable dans un même lot de culture), on assiste à la formation des premières ébauches de l'appareil dressé. Celui-ci peut être engendré par n'importe quelle cellule du protonéma, mais de façon différente. L'appareil dressé, pour l'*Acrosiphonia spinescens*, commence par une petite excroissance dans la partie distale de la cellule protonématique. L'ébauche prend tout de suite un grand volume et s'insère très tôt entre deux cellules adjacentes (fig. *9*, B 2) du protonéma, où elle reste solidement implantée. L'organisation de l'appareil végétatif se poursuit par l'individualisation de cette ébauche qui se transforme en une grosse cellule à bout arrondi. Le développement de cette dernière, perpendiculaire au filament protonématique, se continue par des divisions cellulaires transversales répétées, surtout dans la région apicale, en engendrant un filament dressé. Ces cellules sont de plus en plus volumineuses, à mesure qu'elles se rapprochent du haut du filament : les cellules inférieures presque isodiamétriques, les cellules supérieures deux fois plus longues que larges. L'ensemble de la plantule prend alors l'aspect d'un long filament rampant festonné de plusieurs larges massues représentant l'appareil dressé (pl. XII, 2). Contrairement au filament protonématique, les filaments dressés sont entièrement dépourvus, à leur surface, de couche mucilagineuse. On note également que l'ensemble de l'appareil dressé, beaucoup plus riche en chlorophylle que le protonéma, doit être le siège d'une activité photosynthétique plus intense. Nous voyons là, entre ces deux parties de l'appareil végétatif, une différenciation physiologique marquée, exprimant mieux leur existence réelle.

L'édification de l'appareil dressé, chez le *Spongomorpha lanosa*, reflète à peu près le même aspect. La photographie 4, pl. XIV, et la figure *10*, 6 et 7, représentant le même individu, illustrent des parties différentes de celui-ci. L'ébauche du filament dressé peut intéresser entièrement la partie latérale d'une cellule protonématique, mais sans jamais s'insérer entre deux cellules du filament rampant. En outre, on constate que le diamètre des cellules constituant le filament dressé ne varie pas sensiblement de bas en haut. Comme dans le cas précédent, le protonéma peut donner naissance à un nombre élevé de rameaux dressés, comme nous le montre la figure *11* représentant une plantule âgée de 20 jours.

L'étape suivante dans le développement de ces Algues est la formation des rameaux. Elle s'effectue de la même façon dans les deux cas, par le bourgeonnement latéral d'une cellule du filament axial, cellule qui n'est toutefois jamais la cellule apicale.

Le développement de l'appareil végétatif de ces deux espèces est ainsi marqué par quelques étapes morphogénétiques bien définies : à partir de la spore initiale se forme un protonéma rampant, lequel donne ensuite naissance aux rameaux dressés, d'abord simples, puis ramifiés.

Selon les observations de Ingerid Jorde (1933), le développement de l'*Urospora mirabilis* s'effectue également par la formation d'un protonéma rampant (Zwergpflanzche) d'où s'érigent ensuite les filaments dressés simples.

Mais ce mode de développement n'est pas exclusif chez ces espèces. Nous allons le voir maintenant.

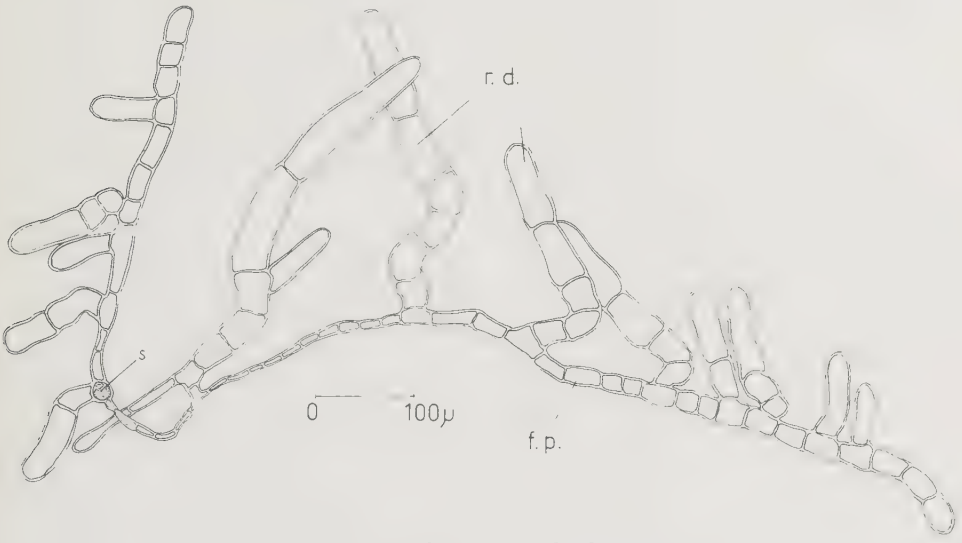


Fig. 11. — *Spongomorpha lanosa.*
Plantule âgée de 20 jours (*f. p.*, filament protonématique; *r. d.*, rameau dressé; *s.*, embryospore).

2° La partie rampante est constituée par un massif cellulaire discoïde.

Ce mode de développement coexiste, dans le même lot de culture, avec celui précédemment décrit, comme nous pouvons l'observer sur la photographie 3, pl. XI, relative à l'*Acrosiphonia spinescens*. Chez cette espèce, ce type de développement est toutefois moins fréquent que chez le *Spongomorpha lanosa* où il est la règle quasi générale. L'embryospore du *Spongomorpha lanosa* (fig. *12*, 1 et 2), en se développant, ne produit pas, comme dans le cas précédent, une file linéaire de cellules, mais un paquet de cellules qui se tient au substrat par une substance mucilagineuse. Les cellules offrent un aspect difforme en se multipliant le plus souvent dans un plan par une sorte de rami-

fication amiboïde irrégulière, mais conservant dans l'ensemble une forme plus ou moins discoïde. Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, le développement de ce massif cellulaire s'effectue, de façon plus régulière, par la formation de files de cellules rayonnantes parfois collées entre elles, et terminées par des digitations dichotomiques (photo 1, pl. XII; photo 3, m, c, pl. XI). Nous verrons plus loin que des expansions discoïdes analogues à celles issues des embryospores sont également susceptibles de se former, chez ces deux espèces, à partir de leurs

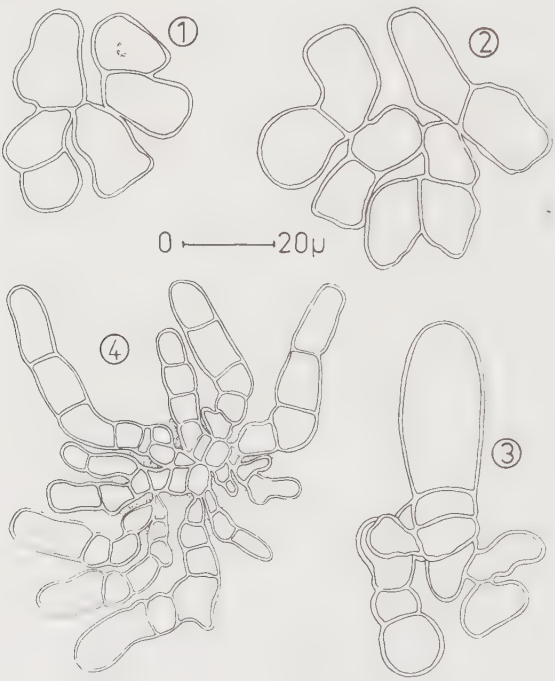


Fig. 12. — *Spongomorpha lanosa.*

Formation du thalle hétérotriche à disque cellulaire rampant.

1. Paquet de cellules issues d'une zoospore.
2. Expansion du disque cellulaire.
3. Jeune thalle hétérotriche composé d'un massif discoïde et de la première cellule de l'appareil dressé.
4. Thalle hétérotriche plus âgé, composé de filaments pluricellulaires et d'un appareil rampant collé au substrat par du mucilage (en pointillé).

rhizoïdes descendants qui jouent ainsi un rôle efficace dans la multiplication végétative, par une sorte de bouturage.

Le massif discoïde ainsi formé ne tarde pas à engendrer l'appareil dressé, comme dans le cas précédent (fig. *12*, 3 et 4), mais aboutit toutefois à la formation de touffes plus compactes. Il semble en être de même pour le *Spongomorpha coalita* (Fan, 1959).

Outre ces deux types de développement, de beaucoup les plus fréquents, il faut enfin signaler certains cas particuliers pouvant être considérés comme intermédiaires et irréguliers. C'est ainsi que l'on peut observer des protonémas rudimentaires, chez l'*Acrosiphonia spinescens*, constitués seulement de quelques cellules en file, globuleuses, génératrices de l'appareil dressé. Ce phénomène a été observé surtout lors du développement parthénogénétique des gamètes chez cette espèce (photo 3, pl. VII). Il rappelle beaucoup le protonéma décrit et figuré par JORDE (1933) chez l'*Urospora mirabilis*.

Il nous a été aussi permis d'observer chez l'*Acrosiphonia spinescens*, dans des conditions de culture habituelles, un développement de l'appareil rampant tout à fait curieux, se caractérisant, chez un même individu, par la coexistence d'un protonéma et d'un massif cellulaire discoïde (photo 3, pl. XII).

Rapport entre appareil rampant embryonnaire et rhizoïdes. — L'évolution ultérieure de la plantule, en culture, est marquée par le développement de plus en plus important de l'appareil rhizoïdal, en même temps que l'appareil basal primaire tend à régresser pour être finalement complètement remplacé par les formations rhizoïdales. Ceci est vrai aussi bien pour l'appareil basal filamenteux que pour celui qui est discoïde. Nos observations ont permis de conclure à une étroite interdépendance entre ces deux formations apparemment autonomes. En effet, lorsque des *rhizoïdes descendants* sont isolés et placés en milieu nutritif renouvelé, exposés directement à la lumière, ils ne tardent pas à former des rameaux dressés analogues à ce que nous avons observé chez le filament protonématique, ou chez les rhizoïdes stolonifères. Ces rhizoïdes se comportent donc de la même façon que les protonémas rampants issus de l'embryospore, et il est permis de les interpréter comme des formations protonématiques susceptibles d'engendrer l'appareil dressé quand les conditions externes le permettent. Mais en est-il de même en ce qui concerne l'appareil basal discoïde ? A cet égard, nous n'avons pas manqué de remarquer, aussi bien chez l'*Acrosiphonia* que chez le *Spongomorpha*, l'apparition, dans les cultures âgées, à l'extrémité des rhizoïdes descendants, et au point de contact de ceux-ci avec le substrat, de grandes expansions discoïdes rappelant parfaitement l'appareil discoïde embryonnaire de l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *13*, 1 et 2) ; ce disque est constitué par des rangées de cellules, souvent accolées, et rayonnant en digitations assez régulièrement autour de la cellule terminale allongée du rhizoïde, formant une masse pluricellulaire et monostromatique, bourrée de matières de réserve et adhérant fermement au substrat. Il en est de même chez le *Spongomorpha lanosa* où nous avons pu observer la formation du disque à l'extrémité du rhizoïde. Ce fait est marqué par la division active de la cellule terminale, formant une sorte de rhizoïde à crampons rappelant les « griprötter » décrits par KJELLMAN

(1893) chez l'*Acrosiphonia hamulosa* Kjellm. et l'*Acrosiphonia setacea* Kjellm. Cette formation, tout à fait analogue à ce que nous avons vu lors du développement de l'appareil discoïde embryonnaire, s'étend de plus en plus pour constituer un massif cellulaire pseudoparenchymateux (photo 2 et 3, pl. XVI) et irrégulier, très riche en matières de réserve. De plus, à la suite d'une rupture naturelle, accidentelle ou expérimentale, du rhizoïde descendant, le disque cellulaire est isolé de la cellule-mère. Ces massifs cellulaires ainsi isolés (photo 4, pl. XVI) placés dans des conditions favorables, comme précédemment les rhizoïdes, ne tardent pas à former des rameaux dressés (photo 5, pl. XVI) originaires d'un nouvel appareil végétatif. Il est permis de

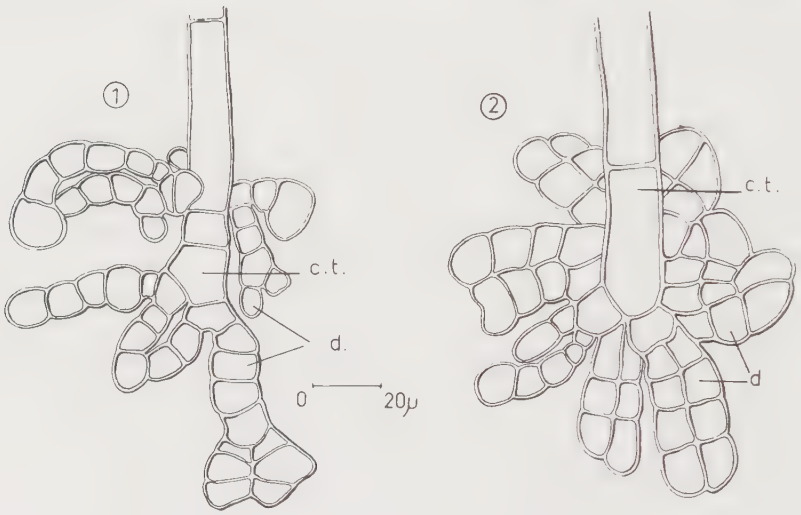


Fig. 13. — *Acrosiphonia spinescens.*
Formation d'expansions discoïdes à partir de rhizoïdes descendants (*c. t.*, cellule terminale du rhizoïde; *d*, prolifération discoïde) (cf. phot. 3, pl. XVI).

croire que les formations discoïdes des rhizoïdes peuvent ainsi jouer un rôle important dans la multiplication végétative de ces Algues, par une sorte de bouturage. Il est aussi fort probable que les disques cellulaires jouent le rôle d'organes de repos permettant à ces Algues de passer la saison défavorable. Enfin, il faut souligner que les rhizoïdes conservent les mêmes potentialités morphologiques que l'appareil basal, filamenteux ou discoïde, issu de l'embryospore, comme le fait apparaître leur comportement similaire. Les rhizoïdes peuvent donc être interprétés comme des appareils basaux embryonnaires secondaires, stade obligatoire et indispensable pour l'édification de l'appareil dressé, essentiellement chlorophyllien. Ceci montre, en outre, la réalité morphologique de ces structures et permet de comprendre mieux le mode de développement de ces Algues.

Conclusions.

Nous pouvons maintenant conclure que le mode de développement chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens*, auxquels on peut ajouter l'*Urospora mirabilis* (selon JORDE), a pour trait essentiel, en ce qui concerne l'édification des gamétophytes : *la formation d'un appareil prostré bien individualisé, soit filamenteux, soit discoïde, à partir duquel s'érige l'appareil dressé.* Les rhizoïdes descendant du thalle adulte sont équivalents à l'appareil rampant embryonnaire des deux premières espèces.

II. — MODE DE DÉVELOPPEMENT MARQUÉ PAR L'ABSENCE DE FORMATION DE L'APPAREIL RAMPANT (HOMOTRICHIE A APPAREIL DRESSÉ SEUL)

Comparé au mode de développement précédent, celui-ci peut être considéré comme incomplet. En effet, il n'y a jamais formation d'un appareil basilaire rampant filamenteux ou discoïde pluricellulaire. Après l'acquisition précoce d'une polarité morphogénétique, l'embryospore se différencie en produisant directement un appareil dressé ancré au substrat par un appareil fixateur constitué par une cellule podale unique. Selon l'importance de l'appareil dressé, il est permis de distinguer deux cas :

1° L'appareil dressé, issu directement de l'embryospore est bien développé.

Nous avons rencontré ce mode de développement chez le *Rhizoclonium*, le *Chætomorpha* et le *Cladophora* proprement dit, et il semble en être de même chez le *Lola*.

Ce type est particulièrement évident chez le *Cladophora rupestris*. Nous avons pu suivre ses stades successifs lors du développement des zoospores. Après 24 heures de culture, l'embryospore a déjà formé un tube de germination, issu de la région antérieure de la spore, comme le montre la position du stigma (fig. *14*). Au contact du substrat, cette partie de l'embryospore, incolore et pauvre en cytoplasme, ne tarde pas à former une sorte de rhizoïde constituant l'appareil fixateur. La partie distale plus renflée, renfermant le contenu cellulaire, s'allonge : l'ensemble forme un individu monosiphoné. C'est la partie

distale qui assurera ensuite l'édification du filament dressé. Nous voyons ainsi que l'embryospore est très tôt le siège d'une polarité, divisant la cellule en deux territoires morphogénétiquement différents. Ce développement continue par le cloisonnement transversal du siphon, isolant, d'une part, la cellule fixatrice qui devient une cellule basale

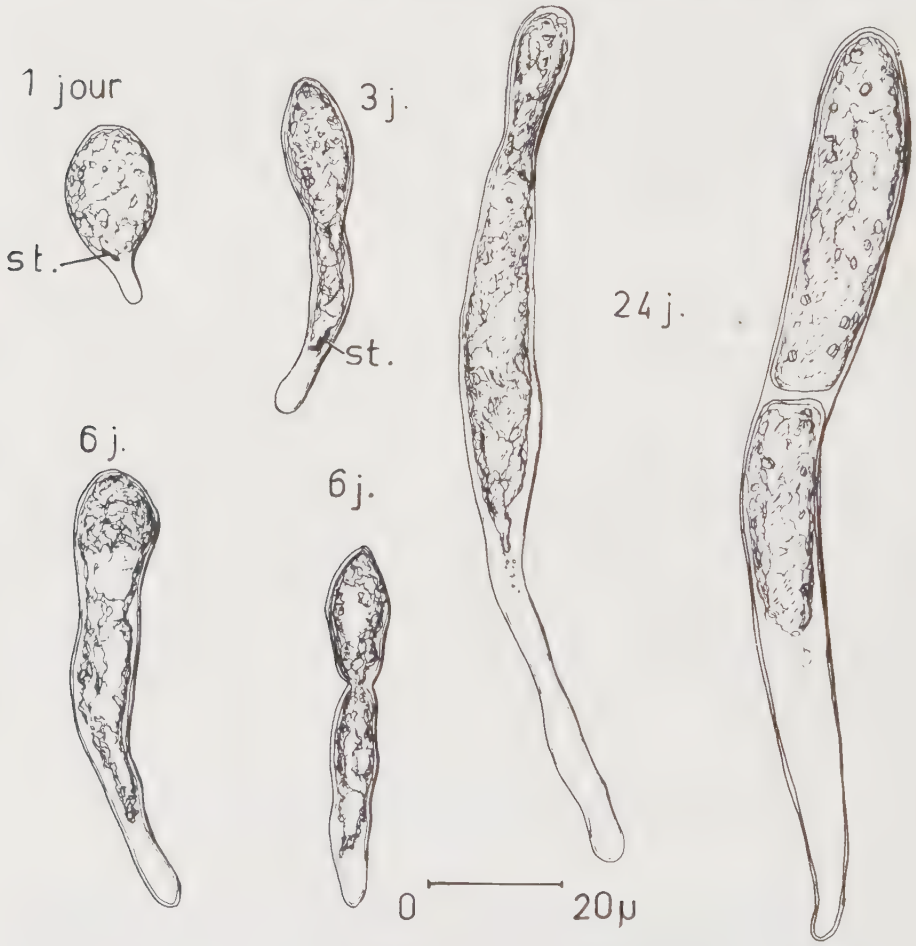


Fig. 14. — *Cladophora rupestris* (gamétophytes).

Après 1 jour, l'embryospore a émis une protubérance incolore dans sa région antérieure, devenue basale; (*st.*, stigma).
Après 3 jours, l'embryospore présente un tube monosiphoné.
Après 6 jours, les embryospores ne cessent de s'allonger, mais peuvent offrir des aspects variables. Le stigma a disparu.
Après 24 jours certains embryospores sont encore au stade monosiphoné, d'autres ont déjà achevé leur premier cloisonnement transversal.

toujours presque incolore, et, d'autre part, la cellule génératrice de l'appareil dressé, riche en chlorophylle.

Chez les autres espèces de *Cladophora* que nous avons eu l'occasion

d'étudier, ce problème ne présente que des variantes de ce même type de développement.

Les différences observées chez les diverses espèces envisagées portent surtout sur le premier cloisonnement, s'opérant plus ou moins

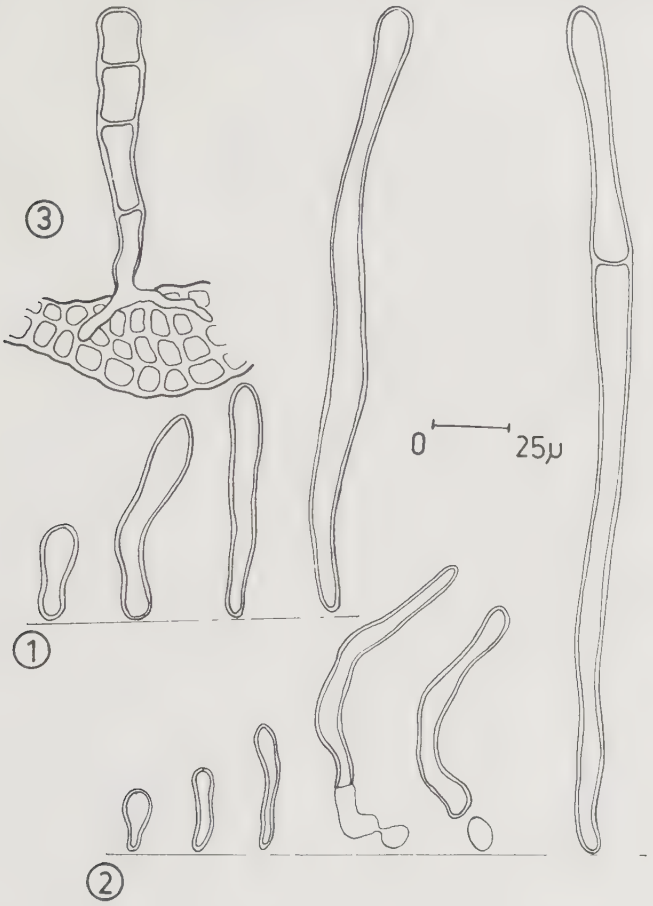


Fig. 15. — *Mode de développement sans formation d'appareil rampant.*

1. *Cladophora utriculosa :* quelques stades, montrant la formation de la cellule siphonée.
2. *Cladophora albida,* v. *refracta :* quelques stades illustrant l'établissement du stade siphoné, accompagné de l'amputation de la portion basilaire de l'embryospore et du premier cloisonnement transversal.
3. *Rhizoclonium riparium :* plantule récoltée dans la nature, montrant un filament dressé cloisonné et une cellule siphonée basilaire se terminant par des rhizoïdes qui pénètrent dans l'Algue-support.

tard après l'établissement du stade siphoné. Chez le *Cladophora rupestris,* celui-ci peut être relativement précoce, alors que chez le *Cladophora utriculosa* et le *Cladophora albida* var. *refracta* (fig. *15,* 1 et 2) le siphon peut atteindre une longueur démesurée avant que se

forme la première cloison transversale. Celle-ci s'établit alors toujours dans la région apicale, divisant la cellule siphonée en une longue cellule basale et une petite cellule terminale initiale de l'appareil dressé filamenteux. Parfois, on rencontre un mode particulier de développement, caractérisé par le déplacement du contenu cellulaire de

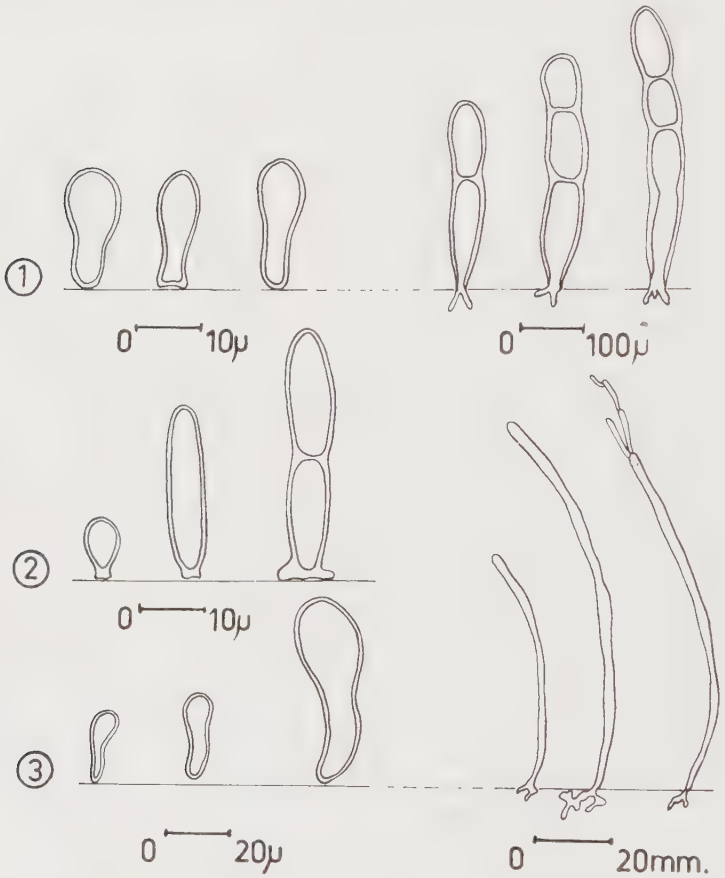


Fig. 16. — *Mode de développement sans formation d'appareil rampant.*

1. *Chætomorpha ærea :* début de formation des stades siphonés, obtenus au laboratoire (à gauche), et quelques plantules à filaments cloisonnés trouvées dans la nature (à droite). Noter les rhizoïdes internes descendants.
2. *Chætomorpha Linum :* transformation de l'embryospore en tube monosiphoné qui se cloisonne précocement.
3. *Cladophora pellucida :* trois stades montrant le début de formation d'un tube monosiphoné obtenu au laboratoire à partir de zoospores quadriflagellées (à gauche), et quelques stades plus avancés, trouvés dans la nature, avec élongation de l'embryospore et les premières ramifications issues de son sommet.

l'embryospore dans le tube germinatif; nous l'avons observé chez le *Cladophora albida* var. *refracta*. Toutefois, ce phénomène ne se réalise pas dès le début du développement — nous l'avons constaté seulement au bout de 11 jours de culture. Un phénomène analogue a été décrit

chez l'*Arnoldiella* (Miller, 1928) et chez une espèce indéterminée de *Cladophora*, originaire des îles Bermudes (Lemasson, 1958).

Chez le *Cladophora pellucida*, le retardement du cloisonnement va beaucoup plus loin, car la cellule siphonée, issue de l'embryospore, ne manifestera aucun cloisonnement au cours de sa morphogenèse. Dans cette espèce, les volumineuses zoospores se développent directement en produisant, comme dans les cas précédents, des cellules allongées monosiphonées dressées verticalement au substrat et s'amenuisant de haut en bas (fig. *16*, 3). En culture, l'évolution de ces cellules est extrêmement lente, presque stationnaire au bout du septième jour. Nous avons néanmoins pu nous rendre compte de son devenir d'après des stades plus avancés, rencontrés directement dans la nature. Ainsi, la cellule siphonée, munie de rhizoïdes à sa base, ne cesse pas de s'allonger en offrant un aspect claviforme, qui rappelle singulièrement celui des jeunes individus du *Siphonocladus pusillus*. Mais au lieu de se cloisonner transversalement, cette cellule siphonée du *Cladophora pellucida* émet à son extrémité distale des bourgeonnements qui ne tardent pas à former des rameaux que des cloisons séparent de leur cellule-mère. La cellule siphonée est ainsi transformée, dans toute sa totalité, en une cellule basale qui ne subira aucun cloisonnement par la suite. Il s'agit là d'une sorte de ramification directe à partir de la cellule siphonée. C'est un comportement assez différent de celui des autres *Cladophora* étudiés, où la ramification ne s'effectue jamais avant que l'appareil dressé axial ne soit composé d'un certain nombre de cellules sériées, caractéristiques de la structure filamenteuse.

Chez le *Rhizoclonium* et le *Chætomorpha* (fig. *15*, 3 et fig. *16*, 1 et 2), on rencontre le mode de développement typique observé chez le *Cladophora*.

A en juger par les figures données par Föyn (1934), il en est de même pour le *C. suhriana*, ainsi que pour les *C. glaucescens*, *C. albida*, *C. gracilis* et *C. sericea*, selon Bliding (1936), et pour le *C. glomerata* selon Colmant (1931).

Il est permis de conclure que le mode de développement chez le *Rhizoclonium*, le *Chætomorpha* et le *Cladophora*, offre des aspects analogues, caractérisés par la formation d'un *appareil dressé issu directement de l'embryospore et dépourvu d'appareil rampant*. Il diffère donc fondamentalement de celui rencontré chez le *Spongomorpha*, l'*Acrosiphonia* et l'*Urospora*.

2° *L'appareil végétatif est réduit à une cellule unique.*

Cette grande simplification morphologique de l'appareil végétatif se trouve réalisée chez les sporophytes actuellement identifiés, dans les espèces appartenant à l'*Acrosiphonia*, le *Spongomorpha* et l'*Urospora*.

1° En ce qui concerne le ***Codiolum petrocelidis*** (photo 2, pl. IX), sporophyte de l'*Acrosiphonia spinescens*, l'examen du matériel vivant permet d'observer directement, au sein de l'Algue-hôte encroûtante, le *Petrocelis cruenta*, des cellules vertes de taille et d'aspect variables, correspondant aux différents stades du développement du sporophyte, vivant en endophyte. Dans quelques cas favorables, on peut rencontrer des cellules piriformes munies d'un long appendice étroit et incolore (fig. *17*, 1 *a* et *b*), dirigé vers la surface de l'Algue-hôte. D'autres cellules

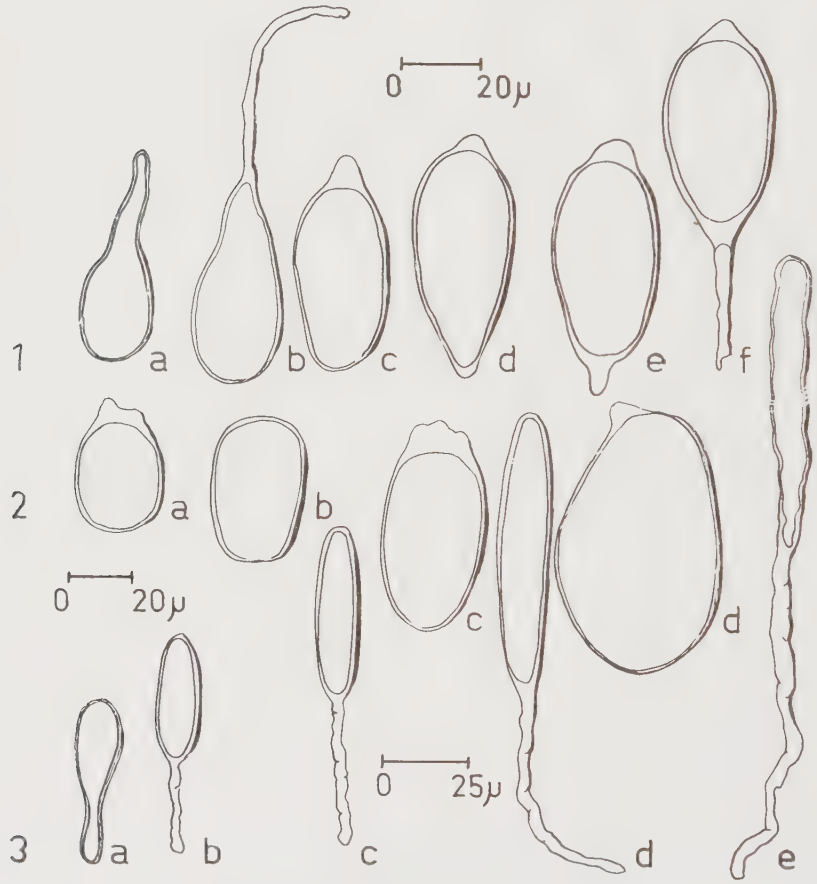


Fig. 17. — *Mode de développement sans formation d'appareil rampant et dressé.*

1. *Codiolum petrocelidis* (sporophyte de l'*Acrosiphonia spinescens*) : stades successifs de son développement dans la nature (*a* à *f*).
   a et *b* : individus encore munis de leur tube de pénétration orienté vers l'extérieur de l'Algue-hôte; *c* et *d* : individus au stade « anoure »; *e* : individu muni d'ébauche de « stipe » (début de migration du contenu cellulaire); *f* : individu pourvu d'un long « stipe » pouvant être caduc, orienté vers le bas.
2. *Chlorochytrium inclusum* (sporophyte du *Spongomorpha lanosa*).
   a, *b*, *c* et *d* : quelques stades du développement rencontrés dans la nature; noter l'épaississement membranaire orienté vers l'extérieur de l'Algue-hôte.
3. *Codiolum gregarium* (sporophyte de l'*Urospora mirabilis*), quelques stades de développement.

plus ou moins subcylindriques ou ovoïdes, dépourvues d'appendice caudal, sont, par contre, garnies d'un simple épaississement local et orientées dans le même sens (fig. *17*, 1 *c* et *d*). Enfin, on ne manque pas de remarquer la présence de grosses cellules vésiculeuses ovoïdes, représentant les sporophytes adultes. Ces cellules se prolongent vers le bas en un stipe plus ou moins développé; le sommet, dirigé vers l'extérieur, étant le plus souvent occupé par l'épaississement membranaire (fig. *17*, 1 *e* et *f*).

La position renversée des appendices de la cellule par rapport à la surface de l'Algue-hôte illustre, en effet, deux étapes du développement du sporophyte; la première correspond à la pénétration du zygote dans l'Algue-hôte, s'effectuant par un déplacement du contenu cellulaire laissant derrière lui l'enveloppe membranaire vide et incolore, de plus en plus allongée à mesure que la cellule s'enfonce entre les filaments de son hôte; cet appendice finit par se résorber; mais il reste un vestige au niveau du point d'attache avec la cellule-mère; c'est l'épaississement membranaire. La deuxième étape du développement du sporophyte est également caractérisée par la migration du contenu cellulaire, mais cette fois-ci dans le sens opposé. Il en résulte la formation du stipe, plus ou moins comprimé et orienté vers le bas. Fan (1959), étudiant ce problème chez l'espèce voisine, a pu mettre en évidence le mécanisme de pénétration du zygote et l'orientation du premier appendice formé. Il en a conclu que le stipe était donc aussi dirigé vers l'extérieur. C'était là confondre deux phénomènes analogues, qui sont en réalité nettement distincts l'un de l'autre.

2° Quant au ***Chlorochytrium inclusum*** (photo 1, pl. XIV), sporophyte du *Spongomorpha lanosa,* il offre des complications moins importantes. En effet, on n'observe pas cette formation caudale caractéristique du *Codiolum petrocelidis,* ni chez des individus en culture, ni chez ceux rencontrés dans la nature. Dans les tissus de l'Algue-hôte, les enclaves coccoïdes correspondant à ces sporophytes offrent bien des stades de développement différents, mais portant exclusivement sur la dimension des cellules (fig. *17*, 2, *a* à *d*). La seule particularité morphologique est fournie par l'épaississement membranaire situé au moment de la cellule et orienté vers l'extérieur.

3° Chez le ***Codiolum gregarium*** (photo 4, pl. IX), sporophyte non endophyte de l'*Urospora mirabilis,* le développement est caractérisé, par contre, par un déplacement actif du contenu cellulaire, avec formation d'un important stipe creux, godronné et beaucoup moins comprimé que chez le *Codiolum petrocelidis*. Nous avons pu saisir quelques stades de ce développement chez des individus trouvés dans la nature en Islande. Nos observations confirment et complètent celles de Jorde (1933), faites sur des zygotes en culture. Dans la nature comme en culture, ce développement est marqué par l'allongement considérable de la

cellule, et on ne manque pas de constater que cet allongement s'effectue dans le même sens, contrairement à ce que nous avons pu noter lors de l'évolution du zygote de l'*Acrosiphonia spinescens*. Le jeune individu du *Codiolum gregarium* se fixe au substrat rocheux, prend très tôt l'aspect piriforme et ne tarde pas à former un long stipe qui lui sert de véritable appareil fixateur. Il peut ainsi atteindre plus de 1 mm de longueur (fig. *17*, 3, *a* à *e*). Il est significatif de noter que les extrémités apicales chez les individus ainsi formés ne présentent jamais l'épaississement membranaire observé dans les deux cas précédemment étudiés; car chez cette forme libre il n'y a pas de formation de tube de pénétration.

Pour conclure nos études sur le mode de développement des sporophytes de ces Algues, nous pouvons affirmer qu'il diffère bien de celui des gamétophytes. Nous constatons également que ce mode de développement n'est pas uniforme dans les trois cas envisagés car, si le *Codiolum petrocelidis* manifeste un développement à la fois basipète et acropète, nous avons pu voir que le *Chlorochytrium inclusum* se développe exclusivement dans le sens basipète. Par contre, dans tous les cas, il s'agit d'individus unicellulaires, incapables de se cloisonner. *L'appareil végétatif est réduit à une cellule unique, homologue de la cellule basale d'une plante filamenteuse.*

CHAPITRE III

LES TYPES MORPHOLOGIQUES ET LA CONVERGENCE MORPHOLOGIQUE CHEZ LES CLADOPHORACÉES

I. — LES TYPES MORPHOLOGIQUES

1° Concepts.

L'étude comparée de l'appareil végétatif chez les Algues aboutit inévitablement à la recherche des types morphologiques dans les divers embranchements et à la mise en évidence d'un parallélisme évolutif. Cette notion délicate s'est évidemment façonnée en fonction du progrès accompli dans la connaissance morphologique. Il en résulte l'existence d'un certain nombre de concepts morphotypologiques différents qu'il convient de considérer, non en discontinuité totale les uns par rapport aux autres, mais comme une adaptation de plus en plus conforme aux faits progressivement établis. On peut en juger en examinant les trois principaux schémas élaborés à cet égard (Voir tableau p. 78).

Chez les Algues, il n'existe, pas plus que chez les Plantes supérieures, un seul type morphologique, une sorte de « Urpflanze » dans le sens de Gœthe. La série typologique est jalonnée de plusieurs morphotypes constituant, conformément aux principes de la typologie (Troll, 1935-1939), une « graduation» qui correspond à une complication morphologique de plus en plus accusée. S'il est relativement facile d'établir les caractéristiques de l'organisation d'un type morphologique (« Organisationsmerkmalen » pour les auteurs de langue allemande), il peut être bien difficile de donner des définitions adéquates aux formes particulières (Einzelmerkmalen) ou variantes qui s'y rattachent, sans tomber dans des spéculations séduisantes, d'ordre purement anthropocentrique.

Selon le concept typologique le plus récent, celui de M. Chadefaud, il existe dans les édifices structuraux actuels des Algues trois types fondamentaux : archéthalle, protothalle et cladothalle, chacun com-

Oltmanns (1923)	Fritsch (1935)	Chadefaud (1960)
Type unicellulaire.	*Type mobile :*	Archethalle :
Type (non cellulaire) siphoné.	— unicellulaire; — encapsulé; — incolore; — colonial.	— compact, colonial; — dissocié, unicellulaire : — coccoïde; — monadoïde.
Type colonial et coccoïde.	*Type palmelloïde et dendroïde.*	Protothalle :
Type filamenteux : — simple; — ramifié sans axe; — ramifié avec axe.	*Type coccoïde.*	— complet; — incomplet : — purement prostré; — purement dressé; — réduit à la cellule basale (donc coccoïde.)
Type tissulaire.	*Type filamenteux :* — parenchymateux; — filamenteux vrai.	Cladothalle :
Type à membres individualisés.	*Type hétérotriche.*	— cladome à pleuridies typiques; — cladomes à cortex pleuridien; — cladome fucoïde; — cladome rhodoméloïde.
	Type siphoné.	
	Type évolué : — uniaxial; — multiaxial; — parenchymateux (cloisonnements dans tous les sens).	

prenant de nombreux types morphologiques et des variantes. Le type le moins différencié, l'archéthalle, est constitué dans son état complet par un paquet de cellules se multipliant par bipartitions végétatives successives, chaque cellule pouvant devenir sporocyste ou gamétocyste. Les variantes de ce type revêtent, lorsque le thalle est compact, des formes irrégulières, sphérique, cubique, filamenteuse (Spirogyre)... L'étape suivante, dans cette hiérarchie structurale, correspondant au protothalle, qui obéit à peu près à la définition accordée par Fritsch (1935, 1939, 1942, 1945), à son « heteritrichous habit » qu'il considère comme « the most highly evolued type of the filamentous plant body » (1935, p. 20). D'après Chadefaud *(loc. cit.)*, le protothalle se compose de trois parties, à savoir : un archéthalle générateur, souvent unicellulaire, produisant des filaments rampants protonématiques à partir desquels se développent des filaments dressés ramifiés ou non. Outre la réduction, voire la suppression totale soit de la partie dressée, soit de la partie rampante du protothalle, comme l'avait déjà remarqué Fritsch, Chadefaud ajoute la notion importante de protothalle unicellulaire. Celui-ci, dépourvu d'appareil rampant et d'appareil dressé, présente une sorte de retour au stade archéthallien coccoïde, peut-être par une évolution néoténique (ex. : thalle nannandre d'*Œdogonium*). Quant au cladothalle, le type d'organisation le plus compliqué chez les Algues, il implique sous son état élémentaire l'exis-

tence d'un protothalle générateur, complet ou incomplet; sur les rameaux dressés de ce dernier prennent naissance latéralement des filaments axiaux à allongement indéfini et portant des rameaux courts, les pleuridies, à croissance définie. L'axe et ses pleuridies forment un cladome primaire susceptible de produire des cladomes secondaires qui, à leur tour, peuvent porter des cladomes tertiaires, et ainsi de suite. L'ensemble de ce système forme la fronde.

D'après ce concept typologique, on ne fait pas de la structure filamenteuse un type morphologique particulier, contrairement à ce qu'avait établi FRITSCH. On note que cette structure se rencontre, en revanche, dans les trois types d'organisation et qu'elle constitue l'élément même de base dans l'architecture des Algues morphologiquement les plus différenciées : les Phéophycées supérieures et les Rhodophycées supérieures.

Comment alors peut-on interpréter la structure éminemment filamenteuse de l'appareil végétatif des Cladophoracées ?

FRITSCH (1935, 1946), considérant simplement l'appareil végétatif adulte, n'hésite pas à le rattacher à son type filamenteux proprement dit. C'est sur cette base typologique qu'il établit l'affinité des Cladophoracées dans leur totalité avec les Ulotrichales.

2° *Interprétation.*

Nos études comparées, menées à divers points de vue, n'ont pas permis d'admettre cette interprétation simplifiée. Elles se sont révélées beaucoup plus en accord avec les idées de CHADEFAUD, plus souples, plus dynamiques.

1° ***L'étude du développement des gamétophytes*** des genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* nous a permis, comme précédemment indiqué, de mettre en évidence l'*existence de la structure protothallique*. Certes, dans la même culture, la partie rampante de ces protothalles offre des aspects variables. Nous avons observé le cas le plus typique chez l'*Acrosiphonia spinescens*. La partie rampante du protothalle comporte ici une seule cellule archéthallienne génératrice du filament protonématique et apparemment dichotome. On peut considérer comme variantes de ce type les cas où la partie prostrée devient discoïde ou à la fois discoïde et protonématique. Les cas observés où l'appareil rampant est formé de quelques cellules globuleuses directement génératrices de filaments dressés, peuvent être interprétés comme des formations purement archéthalliennes, dépourvues de filaments protonématiques. Quant au *Spongomorpha lanosa*, nous avons vu que les formations discoïdes de la partie rampante du protothalle prédominent sur les formations protonématiques. Chez la plante adulte, nous avons établi que la portion basilaire du protothalle est peu à peu remplacée

par un puissant développement de rhizoïdes. Chez ceux-ci on voit, en effet, apparaître les mêmes variantes qu'offre l'appareil rampant du protothalle « primaire » : ceci souligne, outre l'identité de ces structures, les variations morphologiques susceptibles d'intéresser réellement le protothalle.

L'étude de l'appareil dressé chez les deux espèces précitées révèle l'*absence d'axe cladomique et de pleuridies* proprement dits. En plus, la croissance n'est pas exclusivement télomique et apicale. Il en résulte que ces Algues n'ont pas franchi l'organisation perfectionnée que l'on confère au cladothalle, même élémentaire. Au point de vue typologique, elles ne dépassent pas, par conséquent, la structure protothallique dont elles présentent le schéma complet durant toute leur vie. On note en même temps que, sans le résultat tiré de l'étude du développement, il serait quasi impossible d'aboutir à cette conclusion.

2° ***L'étude du développement des sporophytes*** de ces mêmes espèces, les soi-disant « *Codiolum petrocelidis* et *Chlorochytrium inclusum* » nous ont par contre convaincu de l'*existence de protothalle unicellulaire*, entièrement dépourvu d'appareil dressé et d'appareil rampant. Comparé au protothalle complet, ce type demeure pendant toute son existence réduit à sa cellule primordiale basilaire, forme sous laquelle elle arrive à sporuler. Il s'agit donc là d'un protothalle extrêmement simplifié, constitué par une seule cellule archéthallienne coccoïde, analogue au thalle mâle de l'*Œdogonium*.

A ce type morphologique, nous pouvons rattacher, en nous basant sur les résultats obtenus par I. Jorde (1933), le couple *Urospora mirabilis-Codiolum gregarium*. Le gamétophyte peut se présenter sous l'aspect d'un protothalle dont la partie rampante est formée d'une série de cellules coccoïdes non dissociées (Zwergplänzchen), génératrices de filaments dressés et simples. Mais la partie rampante de ce protothalle peut aussi se réduire à une seule cellule, la cellule sporale primordiale, qui engendre alors directement l'appareil dressé. Quant au sporophyte il est, comme dans les deux cas précédents, réduit à sa cellule unique coccoïde.

Les espèces étudiées, des genres *Acrosiphonia, Spongomorpha* et *Urospora*, caractérisées par l'existence d'une alternance d'un protothalle complet avec un protothalle unicellulaire, apparaissent ainsi d'une homogénéité structurale tout à fait remarquable.

3° Il est plus difficile de se prononcer sur les ***types morphologiques des genres* Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha *et* Cladophora.**

Nous avons vu que le développement de ces Algues ne comporte pas la formation d'une partie rampante. Le filament dressé est issu directement de la cellule basale pour constituer l'appareil dressé, soit simple *(Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha)*, soit plus ou moins abondamment ramifié *(Cladophora)*. Chez les formes simples, la cellule basale du thalle est, tout au moins au début du développement, différenciée

en appareil rhizoïdal, caractère, semble-t-il, suffisamment spécialisé pour éloigner ces Algues de la structure archaïque, représentée par l'archéthalle filamenteux. Quant aux formes ramifiées, également munies de rhizoïdes, elles ne possèdent pas d'axe morphologique comparable à l'axe cladomique, garni de rameaux courts, comme nous l'avons précédemment indiqué, quoiqu'il existe une certaine tendance dans ce sens parmi ces Algues. Dans ce cas, les structures sont donc trop faiblement différenciées pour correspondre au type cladothallique élémentaire... L'une et l'autre forme appartiennent par conséquent, sans doute, au protothalle incomplet, composé par une cellule podale archéthallienne génératrice de la file dressée simple, à croissance intercalaire et apicale, ou ramifiée à croissance exclusivement télomique et apicale. C'est un protothalle purement dressé.

Cette deuxième catégorie d'Algues constitue donc un groupement structural homogène, caractérisé par un protothalle homotriche.

II. — CONVERGENCE MORPHOLOGIQUE

Si, au lieu de considérer les types morphologiques de ces Algues, on les regroupe selon la forme que revêt l'appareil végétatif à l'état adulte, on obtient trois groupes réunissant :

1° Les formes filamenteuses simples : *Urospora, Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha.*

2° Les formes filamenteuses ramifiées : *Acrosiphonia, Spongomorpha, Cladophora.*

3° Les formes coccoïdes : *Codiolum* et *Chlorochytrium.*

Ce schéma diffère fondamentalement de celui établi suivant l'organisation typologique. Ceci ressort encore plus nettement dans le tableau suivant :

	Protothalles			Convergence morphologique
	Complets	*Incomplets*		
	Hétérotriches	Homotriches (réduits à la partie dressée)	Unicellulaires (réduits à une cellule unique)	
Formes filamenteuses simples.	*Urospora.*	*Rhizoclonium. Lola. Chætomorpha.*		
Formes filamenteuses ramifiées.	*Spongomorpha. Acrosiphonia.*	*Cladophora.*		
Formes coccoïdes.			*Codiolum. Chlorochytrium.*	

Une telle confrontation met clairement en évidence l'existence, au sein d'une même forme morphologique, de structures différentes. Ainsi, la forme filamenteuse de l'*Urospora* est en réalité bien dissemblable de celle des genres *Rhizoclonium*, *Lola* et *Chætomorpha*, le premier étant un protothalle complet et hétérotriche, les derniers un protothalle incomplet et homotriche. De même, nous voyons que la forme filamenteuse des genres *Spongomorpha* et *Acrosiphonia* est typologiquement différente de celle du genre *Cladophora*.

Les formes filamenteuses chez ces Algues ne présentent, par conséquent, que des ressemblances superficielles ou une convergence purement morphologique.

Il en résulte que les formes filamenteuses des Cladophoracées ne sauraient ni constituer un caractère fondamental du groupe, ni servir à établir des affinités avec d'autres groupes d'Algues, comme l'avait fait Fritsch. Mais nous ne manquons pas de souligner que la diversité structurale d'une morphologie déterminée n'implique pas nécessairement l'absence d'affinité. En effet, la même espèce, comme nous le montre par exemple le couple *Acrosiphonia-Codiolum*, peut, au cours de son cycle évolutif, passer par deux types morphologiques éloignés. L'espèce est alors en convergence avec deux formes différentes. Avant de conclure à l'existence du phénomène de convergence, il faut connaître en détail le cycle évolutif de l'Algue.

*
**

En conclusion, la morphologie comparée nous a permis de distinguer *au sein des Cladophoracées deux groupes structuraux différents, chacun remarquablement homogène.* Ils ne semblent présenter entre eux que des convergences morphologiques.

DEUXIÈME PARTIE

CYTOMORPHOLOGIE COMPARÉE

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA STRUCTURE CELLULAIRE CHEZ LES CLADOPHORACÉES

La cellule des Cladophoracées est de forme cylindrique parfois isodiamétrique, mais généralement plus ou moins allongée. A l'état différencié, elle se caractérise par l'existence d'une couche cytoplasmique relativement mince, plaquée contre la membrane squelettique par un système vacuolaire central particulièrement bien développé.

Sur le vivant, on observe, à la surface du cytoplasme pariétal, un délicat réseau cytoplasmique à grandes mailles (fig. *19*, 1 A). Celui-ci peut s'étendre vers l'intérieur de la cellule en formant des trabécules cytoplasmiques transvacuolaires qui sillonnent souvent la cavité cellulaire dans tous les sens et confèrent au cytoplasme un aspect spumeux. Ces travées cytoplasmiques ne s'observent toutefois que dans les jeunes cellules, pour les genres *Urospora*, *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* (photo 5, pl. V).

Lors d'une plasmolyse, on constate que l'adhérence maximale du cytoplasme à la membrane se situe au niveau des cloisons transversales, ce qui laisserait suggérer l'existence de plasmodesmes.

La distribution des divers constituants morphologiques de la cellule, chloroplaste, chondriosomes, noyaux et autres éléments figurés, est commandée par la répartition du cytoplasme fondamental.

L'appareil plastidial chez les Cladophoracées est donc essentiellement cantonné dans la couche cytoplasmique pariétale. Du type réticulé-fenestré, il est susceptible de prolifération par sa face interne, en empruntant les trabécules cytoplasmiques transvacuolaires comme en témoignent plusieurs observations concordantes (Kjellman, 1893; Printz, 1932; Chadefaud, 1935). Cette prolifération semble aussi pouvoir intéresser la face externe. On constate, en outre, que le manchon plastidial est soit fermé aux deux extrémités *(Rhizoclonium, Chætomorpha, Cladophora)*, fait bien établi par Carter (1919), soit ouvert

aux deux extrémités *(Urospora, Acrosiphonia, Spongomorpha)*, sauf au sommet des cellules apicales. De façon constante, l'appareil plastidial renferme de nombreux pyrénoïdes.

Les noyaux, au nombre variable par cellule, parfois un seul, sont également situés dans la couche cytoplasmique pariétale, mais plus intérieurement que le chloroplaste. On peut noter, comme règle générale, que plus le nombre des noyaux est élevé par cellule, plus les noyaux sont petits.

Enfin, dans la couche cytoplasmique baignent les chondriosomes et les inclusions lipidiques.

Les différents éléments constitutifs de l'édifice cellulaire ont été considérés du point de vue comparatif et évolutif. Les problèmes cytomorphologiques posés par les Cladophoracées sont nombreux. Nous avons essayé de les dégager séparément en abordant l'étude de chaque élément cellulaire envisagé.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE LA PAROI GLUCIDIQUE CHEZ LES CLADOPHORACÉES

I. — HISTORIQUE

De nombreux travaux consacrés depuis plus d'un siècle à l'étude de la membrane chez les Cladophoracées ont largement contribué à élucider les problèmes fondamentaux relatifs à l'état physico-chimique et à l'évolution morphogénétique de la membrane végétale en général.

Les premières observations d'ordre microscopique ont permis d'établir les caractères morphologiques de la membrane chez diverses espèces appartenant à ce groupe (Strasburger, 1880; Brand, 1899, 1901, 1906, 1908 *b*). A la suite de ces travaux, il fut distingué *trois couches* constituantes de la membrane, chacune formant une sorte d'unité morphologique, à savoir : 1° une fine pellicule externe, revêtant toute la surface du filament; 2° une couche moyenne également commune à l'ensemble de l'appareil végétatif; et 3° une couche interne constituant le cadre cellulaire proprement dit. La *structure lamelleuse* de la membrane, signalée par Kützing (1849) avec les termes « *ætate majori lamellosa* », fut confirmée et considérée comme un caractère important chez les Cladophoracées. Nous avons déjà vu que Brand (1901) s'est justement servi de cette particularité structurale de la membrane pour expliquer le phénomène de l'évection des rameaux, alors qu'il attribue à tort les plissements lamellaires, observés au niveau des articulations, à un élément spécial.

Enfin, ces premières études, purement morphologiques, révèlent, en vue superficielle de la membrane, la présence de *stries rectilignes* très fines, se croisant à angle droit.

Ces observations préliminaires se sont poursuivies ultérieurement par les vastes études de l'Ecole de Leeds sur l'*infrastructure* de la membrane, au moyen de *diagrammes de diffraction de rayons X*.

Dès les premiers travaux consacrés à ce problème, il fut établi, dans les cas du *Chætomorpha* et du *Cladophora*, que la membrane contenait de la *cellulose native* (cellulose I) extrêmement cristalline, et disposée

en *deux systèmes de microfibrilles* se croisant alternativement sous un angle voisin de 90°, chaque système formant une spirale plus ou moins dressée autour du filament cylindrique (Astbury et Preston, 1940). Ces études ont également montré que les cristallites composant les microfibrilles tendent à se disposer de telle façon qu'un plan déterminé de cristallite élémentaire soit toujours parallèle à la surface de la membrane. Cela est également vrai pour le *Valonia* (Schurz, 1955).

Ces résultats ont, depuis, été confirmés et étendus à plusieurs espèces de *Rhizoclonium, Cladophora* et *Chætomorpha,* soit par la même méthode, soit par celle du *microscope électronique* (Nicolai et Preston, 1952, 1953 *a* et *b*, 1959). Grâce à cette dernière méthode, on a maintenant découvert chez le *Cladophora* la *troisième catégorie de fibrilles,* très fines, orientées obliquement aux systèmes fibrillaires orthogonaux précédents (Nicolai et Preston, 1959). Il a été, en outre, précisé que la première charpente cellulosique se forme, lors de la germination de la spore du *Chætomorpha Melagonium* et du *Cladophora rupestris,* à partir de larges bandelettes d'origine cytoplasmique disposées d'abord transversalement, ensuite longitudinalement (Nicolai, 1957; Nicolai et Preston, 1959).

Comme Nicolai et Preston l'ont souligné dans une remarquable mise au point sur la structure physique de la membrane chez les Algues, il apparaît que la présence de la cellulose native (eucellulose) serait propre aux Cladophoracées, en exceptant les espèces étudiées du genre *Urospora* et *Spongomorpha* (= *Acrosiphonia* dans le sens employé dans le présent travail). Cette même structure se retrouve chez toutes les Siphonocladales étudiées (*Valonia, Siphonocladus*). Chez le reste des Chlorophycées, y compris les espèces des genres *Urospora* et *Acrosiphonia,* la substance membranaire n'offre ni les caractéristiques de la cellulose I, ni exactement celles de la cellulose II. Elle est pourtant formée de cristallites, dépourvus de toute orientation sélective, mais organisés en microfibrilles.

Actuellement, les études de la membrane chez les Cladophoracées s'orientent sur la *composition chimique,* par les méthodes fines de la chromatographie et de la spectrophotométrie (O'Donell et Percival, 1958; Preston, 1958 *a* et *b,* 1959). Ces travaux ont permis déjà de distinguer deux groupes cellulosiques; mais ils ont aussi révélé l'extraordinaire complexité chimique de la membrane des Algues vertes.

Dans le premier groupe, relatif au *Cladophora* et au *Chætomorpha,* l'hydrolyse de la cellulose donne presque exclusivement du glucose, ce qui est également vrai pour le *Valonia.* Dans le second groupe relatif à l'*Acrosiphonia,* le glucose résultant de l'hydrolyse de la cellulose est toujours accompagné d'autres sucres, en plus ou moins grande quantité (xylose, rhamnose).

La membrane chez les Cladophoracées apparaît ainsi comme l'élément relativement le mieux connu de ces Algues. Cependant, les études n'avaient pas encore porté sur les espèces critiques envisagées dans

ce travail. C'est pourquoi nous avons entrepris, par les méthodes radiocristallographiques, l'étude de l'infrastructure de la membrane chez l'*Urospora mirabilis*, l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*. A titre de comparaison, nous avons, en plus, incorporé à cet examen deux espèces de *Cladophora : C. expansa* et *C. pellucida*.

Avant d'aborder ce problème, il n'est pas tout à fait inutile d'envisager les caractéristiques morphologiques et histochimiques de la membrane dans le groupe des Cladophoracées.

II. — CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET HISTOCHIMIQUES DE LA MEMBRANE CHEZ LES CLADOPHORACÉES

1° Caractères morphologiques.

L'observation microscopique nous a toujours permis de distinguer sans difficulté, dans toutes les espèces que nous avons envisagées, les trois couches constituantes de la membrane. Dans tous les cas, la couche de revêtement est extrêmement mince et se laisse décoller du reste de la membrane par traitement de la cellule vivante à l'acide acétique ou à l'alcool potassique. Cette couche apparaît alors transparente et complètement homogène. Si l'on plonge la cellule vivante dans une solution hypotonique, par exemple dans de l'eau douce, on constate que la couche de revêtement présente une forte résistance, mais une élasticité relativement faible. Quant aux couches internes, leur importance varie selon l'âge de la cellule. Elles forment en général une paroi très épaisse autour des cellules âgées, en particulier dans les portions inférieures du thalle chez les *Cladophora* et, notamment, chez les espèces pérennantes comme le *Cladophora pellucida* et le *Cladophora rupestris*. L'épaisseur des couches internes est beaucoup plus faible dans les jeunes cellules et, d'une façon générale, chez les espèces annuelles, qui accomplissent leur croissance en quelques mois. Au fur et à mesure que la cellule vieillit, on note que le cadre cellulaire proprement dit acquiert une indépendance relative, d'une part, vis-à-vis de la couche moyenne qui l'entoure, et, d'autre part, vis-à-vis des cadres cellulaires adjacents. Ce fait se traduit par l'apparition dans les angles des cellules d'espaces triangulaires vides, ressemblant à des méats. Chez le *Spongomorpha lanosa*, nous avons pu nous rendre compte que cette séparation peut être complète, chaque cellule étant alors parfaitement autonome.

Chez toutes les espèces des Cladophoracées que nous avons rencontrées, à l'exception de celles appartenant aux genres *Acrosiphonia*, *Spongomorpha* et *Urospora*, les deux couches internes offrent, en

coupe optique longitudinale, une stratification très nette, surtout au niveau des cellules âgées. Nous avons déjà envisagé les plissements susceptibles d'affecter le système stratifié et souligné qu'ils intéressent exclusivement le cadre cellulaire et qu'ils sont provoqués par la force basipète de la croissance d'une cellule voisine superposée (p. 50). L'organisation lamellaire de la membrane apparaît encore plus clairement après l'action de l'acide chlorhydrique à 6 % à chaud, pendant environ 20 minutes, sur un filament d'Algue; ce traitement a pour effet la dissociation des lamelles, permettant de distinguer plus facilement entre celles formant le cadre cellulaire et les autres qui l'enrobent (photo 3, pl. I). Par contre, une coupe transversale au milieu de la cellule, comme nous avons pu la pratiquer chez le *Cladophora pellucida*, montre la membrane sous forme d'anneaux concentriques successifs, soulignant l'emboîtement des lamelles autour du cylindre cellulaire. Ceci se confirme d'ailleurs par l'absence de toute structure lamellaire, lorsque la membrane est vue superficiellement. Les lamelles ne sont donc pas disposées perpendiculairement à la surface du filament, mais, au contraire, *parallèlement*.

L'examen de la coupe transversale du *Cladophora pellucida* au microscope polarisant, entre nicols croisés, permet de constater l'extinction alternative des lamelles sous un angle voisin de 90°, manifestant nettement une orientation cristallographique déterminée pour chaque lamelle, mais changeante d'une lamelle à l'autre. Ce phénomène, découvert chez le *Cladophora prolifera* (Nicolai et Preston, 1952), se matérialise par l'existence, en vue superficielle de la membrane, de stries rectilignes très fines, se croisant approximativement à angle droit et pouvant correspondre aux microfibrilles. Nous avons pu déceler, aux microscopes photonique ordinaire et interférentiel, la striation de la membrane chez toutes les espèces envisagées des genres *Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha* et *Cladophora*, mais non dans les espèces des genres *Urospora, Spongomorpha* et *Acrosiphonia*, où la membrane apparaît, au contraire, parfaitement lisse (photo. 1, pl. VII). L'angle d'inclinaison des stries par rapport à l'axe longitudinal du filament varie selon les espèces : nul chez le *Lola lubrica* et le *Cladophora crystallina* par exemple (photo 1, pl. I), il est de l'ordre de 30° chez le *Cladophora rupestris* (photo. 2, pl. I) et le *Cladophora expansa*. Généralement, il est permis de suivre le réseau orthogonal jusqu'au sommet de la cellule apicale. Quant à la troisième catégorie de stries, elle ne se laisse pas déceler par ces mêmes moyens d'observation.

L'examen morphologique révèle donc dans la membrane de toutes les espèces étudiées de Cladophoracées, *à l'exception de celles des genres Acrosiphonia, Spongomorpha et Urospora*, l'existence *d'un système lamelleux*, chaque lamelle étant constituée par des microfibrilles apparaissant sous forme de stries rectilignes, et orientées dans deux lamelles consécutives selon deux lignes à peu près orthogonales, dont l'inclinaison varie par rapport à l'axe longitudinal de la cellule.

2° *Caractères histochimiques.*

Il est évident que les méthodes histochimiques, basées sur l'emploi de réactifs, colorants et solvants appropriés, ne donnent qu'une image très approximative de la composition chimique de la membrane. Elles ne sauraient, en aucune manière, rivaliser avec les techniques d'analyse fine, de plus en plus employées, aujourd'hui, dans la recherche chimique. Leur intérêt réside dans leur aspect comparatif. Elles nous semblent susceptibles tout au plus de révéler dans le groupe une certaine diversité chimique des constituants de la membrane. Nous avons donc résumé dans le tableau suivant les tests histochimiques effectués.

	Cellulose					Composés pectiques			Chitine	Callose		
	H_2SO_4 + IIK	Ac. iodhydr. fum. iodé	Chl. Zinc iodé	PAS HIO_4	Dis-Sch. weitzer	R. de Ruth.	Abs. ferrique	Dis. HCl + Ox. am.	Chitosane	Bleu coton	Bleu lactoïde	Bleu lactique
Acrosiphonia spinescens ..	+	+	−	−	±	+	+	±				
Spongomorpha lanosa	+	+	−	−	−	+	+					
Urospora mirabilis ..	+	+	−	−	−	+	+		−	−	−	
Rhizoclonium riparium ..	+	+	−	+	−	+	+	+	?	−		−
Chætomorpha ærea	+	+	−	+	−	+	+		?			
Cladophora pellucida ..	+	+	−	+	−	+	+	+	?			
Cladophora expansa ...	+	+	−	+	−	+	+	+	+			−
Cladophora rupestris ..	+	+		+		+	−	+	?		−	−

Ces essais, comme nous le montre le tableau ci-dessus, contribuent à mettre en évidence, dans tous les cas, une membrane *cellulosopectique* dépourvue de callose. Ces constituants sont localisés dans les deux couches internes.

En ce qui concerne la cellulose, on est frappé par sa remarquable résistance au réactif cupro-ammoniacal de Schweitzer. En effet, après plusieurs jours de traitement par ce solvant classique de la cellulose, nous avons observé toujours, au microscope polarisant, la biréfringence signalétique de cette substance. Dans un seul cas, celui de

l'*Acrosiphonia spinescens*, nous avons pu déceler, aux extrémités des cellules apicales, la dissolution de la cellulose, fait qui tient probablement à l'existence de cellulose primaire déposée à ce niveau de la cellule, qui est, rappelons-le, le siège actif de la croissance de l'Algue.

D'autre part, nous avons noté quelques différences vis-à-vis des réactifs employés, permettant de supposer quelques diversités dans la composition chimique. La méthode de Mac Manus de P. A. S. demeure négative pour la cellulose chez l'*Acrosiphonia*, le *Spongomorpha* et l'*Urospora*. Il serait trop audacieux d'affirmer que cette différence porte sur l'existence ou l'absence de 1,2-glycol du polysaccharide qui, en cas de réaction positive, est normalement transformé par l'acide périodique en composés aldéhydiques, mis ensuite en évidence par le réactif de Schiff; mais il semble que cette hypothèse ne soit pas à exclure. Quant aux composés pectiques, nous avons constaté leur dissolution totale chez le *Rhizoclonium*, le *Chætomorpha* et le *Cladophora* par l'acide chlorhydrique à 6 % à chaud, suivi par traitement dans une solution d'oxalate d'ammonium à 2 % ; dans les autres cas étudiés, cette dissolution est toujours partielle. Ceci impliquerait que les composés pectiques rentrent en plus grande proportion dans la composition de la membrane chez l'*Acrosiphonia*, le *Spongomorpha* et l'*Urospora* que chez les autres espèces envisagées.

Quant à la couche de revêtement chez le *Cladophora*, certains auteurs lui ont attribué une nature chitineuse (Wurdach, 1923; Astbury et Preston, 1940). Cependant, la méthode de la chitosane (1), que nous avons appliquée à plusieurs espèces, n'a jamais été bien démonstrative. Nos observations tendent ainsi à confirmer celles de Frey-Wyssling (1959) qui a conclu à l'absence de chitine chez ces Algues. Pour les autres espèces étudiées appartenant au *Spongomorpha*, *Urospora* et *Acrosiphonia*, le traitement préconisé par cette méthode dissout complètement le filament d'Algue. La couche de revêtement, chez ces espèces, se colore, par contre, activement par le rouge de Ruthénium, révélant la présence de composés pectiques.

En conclusion, les méthodes histochimiques, en dépit de leur absence de spécificité, montrent une différence manifeste dans la composition chimique de la membrane chez les Cladophoracées :

- Les deux couches internes de la paroi chez les genres *Cladophora*, *Chætomorpha* et *Rhizoclonium*, apparaissent franchement cellulosopectiques, les composés pectiques semblant en faible quantité. La couche de revêtement ne semble pas contenir de la chitine.

(1) Cette méthode draconienne, guère spécifique chez les Végétaux, consiste à faire bouillir, en bain-marie, pendant quelques minutes, un filament d'Algue dans de la glycérine, en tube scellé de pyrex. Le bain est porté à 250° C.

On le fait alors bouillir à nouveau dans une solution concentrée de KOH pendant 20 minutes à 160-170° C. Le résidu obtenu est lavé à l'alcool à 95°, puis coloré à la solution iodo-iodurée en présence de H_2SO_4 à 4 %.

La chitine doit se colorer en violet rouge.

— Dans les genres *Urospora, Spongomorpha* et *Acrosiphonia*, la membrane est, par contre, essentiellement pectocellulosique, les composés pectiques semblant prépondérants.

En outre, des substances pectiques se révèlent au niveau de la couche de revêtement qui est sans doute dépourvue de chitine.

III. — ÉTUDES RADIOCRISTALLOGRAPHIQUES DE LA MEMBRANE

1° Principe et méthode.

On sait que le passage à travers une substance cristalline, par exemple la cellulose, d'un faisceau monochromatique de rayons X donne naissance au phénomène de diffraction électronique par suite de la réflexion des rayons sur les différents plans réticulaires du cristal. Chaque faisceau diffracté par un plan réticulaire trace sur un film en position adaxiale du cristal une « tache » correspondant à une interférence déterminée. Si l'on fait tourner le cristal, on obtient un diagramme de diffraction où les taches sont groupées en arcs d'anneaux concentriques correspondant aux différentes interférences entre les rayons diffractés au cours d'une rotation complète du cristal.

Ce diagramme de diffraction permet tout d'abord de calculer les distances interréticulaires du cristallite élémentaire étudié, conformément à la *relation de Bragg*, qui relie la distance (d) séparant les plans réticulaires d'une même famille à la longueur d'onde (λ) du faisceau diffracté et à l'angle (θ = angle de Bragg) que celui-ci fait avec ces plans réticulaires, soit :

$$d = \frac{\lambda}{\text{sin. } 2\theta}.$$

L'angle de Bragg est calculé préalablement, selon une formule trigonométrique simple, en mesurant sur le diagramme obtenu la valeur de la distance (ρ) de la tache de diffraction à la tache centrale, puis la distance (R) qui sépare le film du cristal irradié, distance déterminée au moment de l'expérience, soit :

$$\text{tang. } 2\theta = \frac{\rho}{R}.$$

En deuxième lieu, la distribution des taches sur le diagramme permet de déterminer l'orientation des cristallites par rapport à un axe donné.

C'est du point de vue de ces deux problèmes que nous nous sommes placé dans nos études sur la structure physique de la membrane.

Les clichés électroniques ont été obtenus dans une chambre spéciale de rayons X, grâce à l'obligeance de M. le Professeur Trillat et de

M. Legrand, du Laboratoire de Microscopie et Diffraction électroniques du C. N. R. S. Dans cet appareil, le film plan est placé dans le vide, à une distance, parfaitement repérée et toujours fidèle, de l'échantillon (4 cm). Le rayonnement est strictement monochromatique et focalisé, issu d'une anticathode du cuivre dans la raie K du spectre et filtré (débarrassé de rayons β) par une mince lame de nickel (0,02 mm). Il s'agit donc de rayonnement CuKα dont la longueur d'onde est $\lambda = 1{,}54$ Å.

Les Algues conservées dans de l'eau de mer formolée à 5 % furent lavées à l'eau distillée, puis séchées en faisceaux aussi parallèles que possible, sur une plaque de verre, de façon à obtenir pour chaque espèce des filaments plats allongés. Cette direction d'allongement a servi d'axe de référence pour la disposition des échantillons devant le faisceau de rayons X, les filaments étant irradiés perpendiculairement à cet axe.

2° *Résultats.*

Les résultats peuvent être répartis en deux catégories structurales fondamentalement différentes, que nous envisagerons successivement :

1° Le premier groupe structural, caractérisé par l'existence de l'eucellulose. — Les diagrammes de diffraction relatifs au *Cladophora expansa* et au *Cladophora pellucida* (pl. II, phot. 1 et 2) montrent d'une façon indiscutable la présence de la *cellulose native* chez ces espèces. Les calculs effectués d'après les clichés révèlent des distances interréticulaires en bon accord avec les données classiques du cristallite élémentaire monoclinique de la cellulose I, comme nous l'établissons dans le tableau suivant :

Plans correspondant aux interférences	101	$10\bar{1}$	002
Cellulose I (type)	5,947 Å	5,358 Å	3,901 Å
Cladophora expansa	5,988 Å	5,39 Å	3,972 Å
Cladophora pellucida	6,097 Å	5,39 Å	3,994 Å

Les variations d'intensité et la distribution des taches le long des anneaux concentriques offrent des renseignements extrêmement instructifs en ce qui concerne le problème de l'orientation des cristallites cellulosiques au sein de la membrane. Le problème se pose sur deux plans : tout d'abord, est à considérer l'orientation des cristallites par

rapport aux microfibrilles, puis l'orientation des cristallites par rapport à la surface de la membrane.

Tout d'abord envisageons la première question. En effet, si les cristallites n'avaient aucune orientation privilégiée, il est évident qu'ils seraient toujours en position de réflexion et on obtiendrait un diagramme avec des anneaux complets. Or, sur les clichés, on constate que les deux anneaux internes, correspondant aux interférences approximatives de 6 Å et de 5,4 Å, sont discontinus. Les arcs sont répartis selon deux directions majeures perpendiculaires, montrant nettement l'existence de deux catégories de cristallites à orientation uniaxe. Nous retrouvons donc là, à l'échelle de l'angström, le phénomène d'extinction que nous avons rencontré précédemment au microscope polarisant et qui nous indiquait la présence de microfibrilles de deux catégories, à peu près normales les unes par rapport aux autres. En outre, nous pouvons constater sur les clichés que l'angle fait par l'axe de référence du filament et les deux séries de cristallites est à peu près nul pour le *Cladophora pellucida,* et de l'ordre de 30° pour le *Cladophora expansa,* ce qui correspond parfaitement avec les inclinaisons de stries observées au microscope ordinaire.

Ces faits concordants permettent d'admettre que *les deux séries de microfibrilles sont formées de cristallites orientés selon leur axe le plus grand* (l'axe b) et que cet axe est également le plus long de la microfibrille. *Chaque catégorie de cristallites possède donc une orientation uniaxe.*

La deuxième question, beaucoup plus délicate, est relative à l'orientation des cristallites autour de cet axe b, c'est-à-dire l'orientation des différents plans par rapport à la surface extérieure de la cellule.

Il est nécessaire de rappeler que nous avons affaire à un cylindre et non à un fragment de membrane aplati. On conçoit alors que, pour les microfibrilles transversales qui font le tour de ce cylindre, l'inclinaison de l'axe b varie suivant les rayons X envoyés verticalement au filament de l'Algue. Il en résulte que les cristallites des microfibrilles transversales offrent aux rayons incidents à la fois leurs plans allongés (position médiane du cylindre) et leurs plans courts, qui coupent l'axe b (position latérale du cylindre). Par contre, les cristallites des microfibrilles longitudinales n'offrent, dans ces conditions, que leurs plans allongés, mais différents selon la position.

Si les cristallites des microfibrilles tournaient en spirale autour de leur axe b, une des faces allongées serait toujours en position de réflexion et on obtiendrait des arcs aussi bien sur le méridien que sur l'équateur du diagramme. Or, en examinant les clichés des deux espèces, nous constatons précisément que *les arcs correspondant à l'interférence (101) font défaut sur le méridien* alors qu'ils sont *présents sur l'équateur.* Ce fait n'est qu'apparemment contradictoire.

En effet, l'absence d'interférence (101) sur le méridien prouve tout simplement que le plan (101) n'est pas en position de réflexion. Seuls,

les plans (101) des cristallites correspondant à la distance interréticulaire 5,4 Å sont réfléchis par cette catégorie de cristallites, qui appartiennent, étant donnée la disposition de leurs plans réticulaires, aux microfibrilles transversales. Si l'on inscrit les distances interréticulaires du cristallite transversal, dans ses diverses positions, on se rend compte que l'arc 5,4 Å provient de deux positions extrêmes (positions médiane et latérale), et que c'est le plan (101) qui est parallèle à la surface du cylindre.

Il est donc démontré que *les microfibrilles transversales chez les deux espèces étudiées sont composées de cristallites à orientation uniplanaire sélective :* c'est le plan (101) qui tend à être parallèle à la surface de la membrane.

En est-il de même pour les microfibrilles longitudinales ?

L'intensité faible de l'interférence équatoriale (101) sur le cliché du *Cladophora expansa* (filament fin très aplati) montre une tendance dans ce sens, tandis que le diagramme du *Cladophora pellucida* (filaments épais et mal aplatis) montre pour cette même interférence des arcs bien marqués qui, *a priori*, pourraient être interprétés comme une preuve de l'absence d'orientation uniplanaire pour cette catégorie de cristallites. Ce n'est certainement pas le cas.

En effet, si l'on tient compte de la position latérale des cristallites, il est évident que le plan correspondant à l'interférence 6 Å du cristallite transversal est bien réfléchi sur l'équateur, et ceci est sans doute également le cas pour le cristallite des microfibrilles longitudinales. On peut donc interpréter l'arc 6 Å de l'équateur comme une réflexion mixte due à la position latérale des cristallites de deux catégories de microfibrilles.

Il en résulte que l'interférence équatoriale de 5,4 Å ne peut donc être issue que par les cristallites des microfibrilles longitudinales dans leur position médiane. Cette interprétation est parfaitement en accord avec l'expérience de Astbury et Preston (1940) sur un fragment complètement aplati de la membrane du *Cladophora prolifera* : dans ce cas, le diagramme obtenu ne montre plus les arcs équatoriaux prévus correspondant à la distance interréticulaire de 6 Å, prouvant effectivement que l'indice (101) n'est pas en position de réflexion quand l'effet des cristallites latéraux est éliminé.

Comme pour les microfibrilles transversales, il est donc certain que les cristallites des microfibrilles longitudinales possèdent aussi une orientation uniplanaire strictement sélective et que c'est le plan (101) qui tend à être parallèle à la surface du cylindre cellulaire.

Quant à l'interférence (002) correspondant aux distances interréticulaires 3,9 Å, on s'aperçoit dans les deux cas qu'elle fait un anneau complet sur le cliché. Ces plans réticulaires sont donc toujours en position de réflexion et doivent provenir de deux séries de cristallites.

Enfin, on peut déduire, par l'intensité relativement forte des arcs d'anneaux, qu'il s'agit d'une cellulose très cristalline.

*
**

Nos analyses cristallographiques de la membrane chez le *Cladophora expansa* et le *Cladophora pellucida* aboutissent à des résultats concordants en ce qui concerne l'organisation moléculaire de la cellulose chez ces espèces. Elles confirment et étendent la thèse soutenue par l'Ecole de Leeds. Comme chez les autres espèces étudiées du genre *Cladophora,* la membrane, dans les deux cas envisagés ici, est essentiellement constituée de cellulose native très cristalline, organisée en fibrilles macromoléculaires, formant des microfibrilles disposées en réseau orthogonal.

Dans chaque microfibrille, les cristallites élémentaires ont tous un axe commun suivant l'axe de la microfibrille.

De plus, il est tout à fait remarquable de constater que chaque cristallite a une orientation avec plan privilégié. Il se dispose de telle façon qu'un plan rigoureusement déterminé, le plan (101), soit toujours parallèle à la surface de la membrane.

2° Le deuxième groupe structural, caractérisé par l'absence de la vraie cellulose. — Dans ce groupe on peut réunir, un peu arbitrairement, les résultats obtenus pour le reste des espèces étudiées : *Acrosiphonia spinescens, Urospora mirabilis* et *Spongomorpha lanosa.*

Une vue rapide des diagrammes de diffraction relatifs à ces espèces (pl. II, photo 3 à 5) permet de se rendre compte qu'il s'agit de diagrammes fondamentalement différents de ceux du groupe précédent. On est aussi frappé par l'identité presque absolue des clichés obtenus pour les espèces des genres *Acrosiphonia* et *Urospora.* Le diagramme du *Spongomorpha* paraît différent.

Dans la première série de clichés *(Acrosiphonia, Urospora),* on ne décèle sur les diagrammes que deux halos amorphes où les arcs d'intensité, observés dans le groupe précédent, sont complètement absents. Ces clichés ne révèlent donc aucune orientation privilégiée pour la substance membranaire en question.

Ils ne correspondent pas à ceux obtenus pour les corps amorphes. Par contre, leur aspect rappelle bien celui des diagrammes représentant des corps à cristallisation défectueuse. On peut donc admettre, dans ces cas, la présence de cristallites. D'ailleurs, au microscope polarisant, la membrane présente parfaitement le phénomène de biréfringence. La précision du calcul des distances interréticulaires est limitée par le flou des anneaux. Très approximativement, cette distance, pour le halo interne, est de l'ordre de 7,7 Å et, pour le halo externe, de l'ordre de 4,4 Å. Ces valeurs sont voisines de celles obtenues pour la cellulose II (7,25 Å et 4,432 Å). Sans que l'on puisse se prononcer d'une façon affirmative, il est donc vraisemblable que la substance cristalline, responsable tout au moins d'une partie des halos

observés, est affiliée à un type dérivé de la cellulose II. Mais il n'est pas impossible aussi qu'il y ait dans la membrane de ces Algues, et en grande proportion, d'autres substances cristallines, non cellulosiques. Nous reprendrons cette question plus loin.

Le diagramme du *Spongomorpha lanosa* est assez différent et encore plus difficile à interpréter. En effet, les deux interférences internes faibles, correspondent aux réflexions (101) et ($10\bar{1}$) de la cellulose I avec des distances interréticulaires respectives de 5,5 Å et de 5,1 Å, alors que l'interférence forte, avec sa distance interréticulaire de 4,5 Å, coïncide, par contre, avec la réflexion (002) de la cellulose II. Une cellulose de ce type est difficilement concevable dans l'état actuel de nos connaissances. Par contre, la raie extérieure, grossièrement ponctuée, indique la présence de substance minérale. Elle correspond à une distance interréticulaire de 3,39 Å, assez voisine des intervalles réticulaires des plans de clivage (3,34 Å) du quartz α pour que l'on puisse suggérer la présence de gros grains de silice. Le diamètre de ces grains est approximativement de 50 μ, ce qui est plus que le double du diamètre du filament. Il est donc impensable que cette substance représente un constituant de la membrane. Il s'agirait plutôt d'un grain de sable adhérant accidentellement au filament.

De même que chez les deux espèces précédentes, le cliché du *Spongomorpha lanosa* ne révèle aucune orientation privilégiée de la substance cristalline présente, les anneaux étant parfaitement continus.

Nous voyons donc que l'organisation structurale de la membrane chez ces trois espèces semble particulièrement compliquée et difficilement analysable par les diagrammes de diffraction de rayons X.

C'est pour cette raison que nous avons entrepris, chez deux espèces de ce groupe (*Acrosiphonia spinescens* et *Spongomorpha lanosa*), un examen complémentaire microradiographique, sous rayonnement mou de 2 000 V., dans le but de savoir si la membrane ne contenait pas des incrustations de substance cristalline. Cette étude a effectivement révélé l'existence de *stries d'absorption intense,* localisées au milieu de la membrane, aussi bien au niveau de la paroi externe qu'au niveau des cloisonnements transversaux. Malheureusement, les conditions matérielles n'ont pas permis l'obtention des diagrammes de poudre nécessaires à l'identification exacte de cette substance. *A priori,* il ne semble pas impossible qu'elle soit identique à la substance que Nicolai et Preston (1959) ont réussi à extraire de la membrane de l'*Acrosiphonia arcta* et qui apparaît voisine du bromure de diéthyle-β-carboxy-éthyle sulfonium, considérée active dans la formation de la membrane.

Quoi qu'il en soit, la découverte d'un corps cristallin au sein de la membrane complique considérablement l'étude de celle-ci. Mais sa présence ne pourrait expliquer que partiellement les diagrammes de diffraction particuliers fournis par ces espèces : nous avons trouvé des stries d'absorption analogues, par les mêmes méthodes, dans la membrane du *Cladophora expansa.*

⁂

En conclusion, si l'on peut affirmer que l'organisation structurale de la membrane dans ce deuxième groupe d'Algues est fort rudimentaire, il est difficile de se prononcer sur la nature exacte de la cellulose. Tout porte à croire que des corps cristallins constituent des éléments importants dans l'édifice membranaire de ces Algues. Il est intéressant de noter que *la structure physique de la membrane chez ce groupe diffère fondamentalement de celle observée chez tous les autres genres de Cladophoracées.*

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE ET ÉVOLUTION DE L'APPAREIL PLASTIDIAL; SES INCLUSIONS ÉLABORÉES

Nous avons situé les problèmes envisagés au sujet de l'appareil plastidial chez les Cladophoracées sur deux plans :

1° Il s'agit tout d'abord du problème morphologique et évolutif, relatif à l'existence d'un appareil plastidial fondamentalement unique par cellule, ou bien subdivisé en territoires plastidiaux réunis entre eux par des filaments incolores, pour former un réseau morcelé. Selon les observations antérieures consacrées, parfois incidemment, à cette question, il ressort que ces deux types structuraux coexistent dans le groupe.

En effet, certains auteurs (Schmitz, 1883, 1884; Strasburger, 1880; Czempyrek, 1930) pensent que l'appareil plastidial tend à se disloquer. Selon Chadefaud (1935), alors que le plaste est parfaitement continu chez le *Spongomorpha lanosa,* il est, chez le *Rhizoclonium riparium* et un certain *Cladophora,* subdivisé en plusieurs « pseudo-plastes » anastomosés, soit pyrénifères, soit amylifères. D'après les recherches de Feldmann (1938 *b*), cette manifestation du plaste est particulièrement évidente chez le *Cladophora utriculosa* et le *Cladophora (Ægagropila) repens.* Elle constitue une pierre angulaire dans sa thèse cytologique en faveur de l'apparentement des Cladophoracées au reste des Siphonocladales. Par contre, certains auteurs attribuent le morcellement du plaste à un état pathologique de la cellule (Brand, 1899; Carter, 1919), mais cette interprétation a été justement écartée (Chadefaud, 1935).

2° Le deuxième point que nous envisagerons sera celui de la structure des pyrénoïdes, et le mode d'accumulation des enclaves élaborées stromatiques.

I. — L'APPAREIL PLASTIDIAL

Nos observations sur l'appareil plastidial chez les Cladophoracées ont permis de reconnaître l'existence de deux catégories structurales différentes, caractérisées, les premières par un plaste franchement unique par cellule, la seconde par un plaste tendant à se subdiviser en territoires anastomosés.

a) L'appareil plastidial indivis et sa différenciation.

Ce type plastidial a été rencontré chez l'*Acrosiphonia spinescens*, le *Spongomorpha lanosa* et l'*Urospora mirabilis* (pl. V, phot. 3, et pl. IV, phot. 1 et 2).

Dans tous les cas, le plaste, sous son aspect le plus typique, représente un manchon pariétal plus ou moins perforé. Chez les deux premières de ces espèces, les perforations forment des fenêtres ovales ou allongées délimitant un réseau assez irrégulier. Les pyrénoïdes sont situés dans les nœuds de ce réseau et font saillie au dehors. Chez l'*Urospora mirabilis*, la lame pariétale est, par contre, perforée selon des fenêtres allongées en boutonnières, délimitant des rubans longitudinaux. Dans aucun cas il n'est permis de déceler un morcellement du plaste en éléments anastomosés. *Il apparaît parfaitement continu.*

Le zoïde, chez les trois espèces envisagées, renferme également un plaste unique, dépourvu de toute perforation, mais contenant toujours un pyrénoïde. Le plaste tapisse les parois internes de la portion postérieure de la cellule nageuse, formant une sorte de sac ouvert à son extrémité antérieure.

La continuité de l'appareil plastidial n'est pas modifiée, ni au cours de sa différenciation lors de l'élongation de la cellule, ni au cours de sa phase d'élaboration en produits de synthèse. Le premier de ces phénomènes est simplement accompagné d'un processus de perforation et de fenestration du plaste, le second de l'oblitération des fenêtres.

*1° **Acrosiphonia spinescens.** — C'est dans la portion supérieure du thalle que l'on peut suivre, chez l'*Acrosiphonia spinescens, *la différenciation du plaste.* La figure 18 montre quelques stades de ce processus. Dans la portion terminale de la cellule apicale initiale (fig. *18*, 1, pl. III, phot. 1), le plaste est particulièrement dense, très plissé, pauvre en matière élaborée et pourvu de pyrénoïdes de petite taille; on y décèle de petites perforations isolées ou alignées en files, qui illustrent le début de la fenestration du plaste. Si l'on s'adresse à la cellule sous-apicale (fig. *18*, 2), environ deux fois plus longue que large, on constate que les fenêtres sont plus agrandies et que les perforations sont plus nombreuses. En même temps, le plaste devient de plus en plus lisse. Dans la troisième cellule à partir du sommet, ce processus est encore plus accentué et l'appareil plastidial commence à prendre son aspect réticulé-fenestré. Enfin, dans la quatrième cellule du sommet (fig. *18*, 3 et 4), encore plus allongée, le réseau plastidial est encore plus étiré et offre son aspect à peu près typique (photo 2 et 3, pl. III). Cette évolution, qui n'est pas rigoureusement répartie de haut en bas du filament, peut parfois se rencontrer dans la même cellule, comme nous le montre la figure *19*, 1.

Au cours de cette différenciation, étroitement liée à l'élongation de la cellule, le plaste demeure toujours fondamentalement continu.

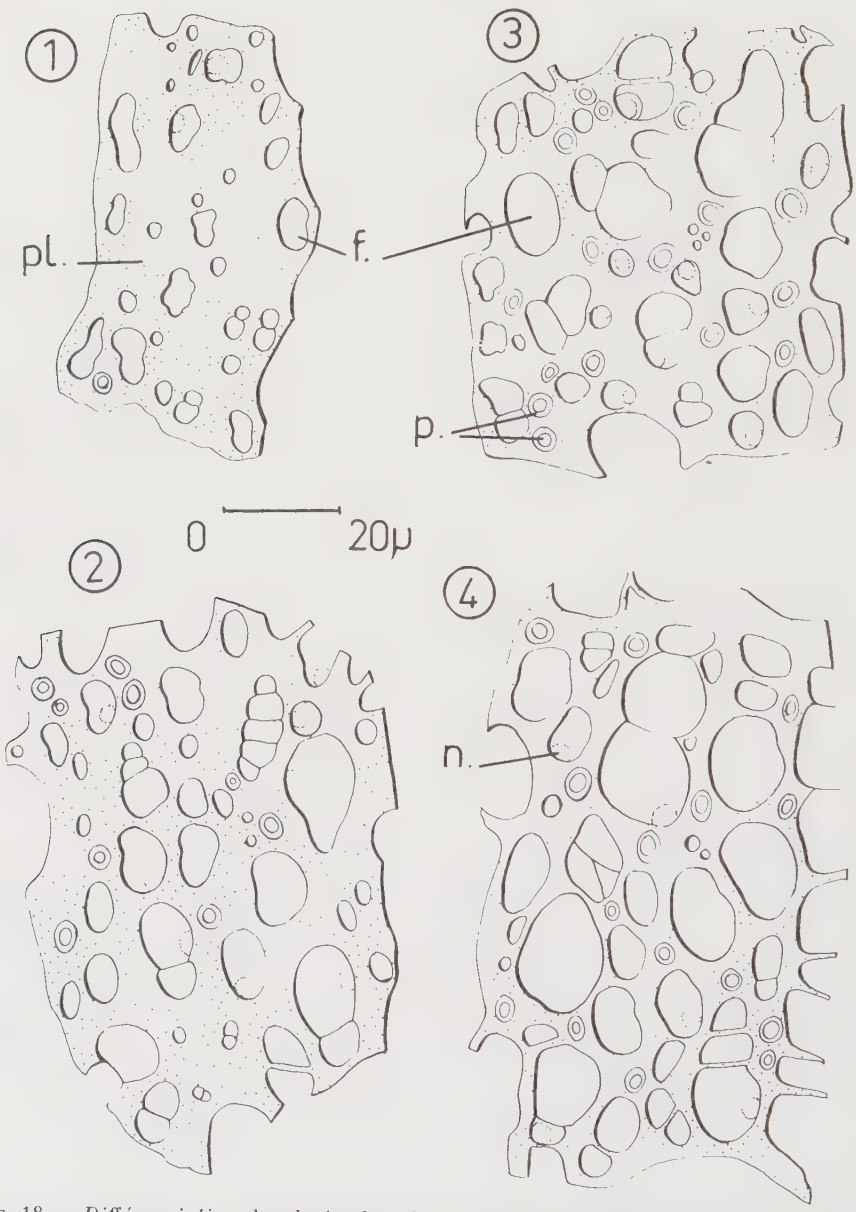


Fig. 18. – *Différenciation du plaste chez l'*Acrosiphonia spinescens, *montrant la perforation progressive du plaste dans les 4 premières cellules à partir du sommet.* 1 : cellule apicale; 2 : cellule sous-apicale; 3, 4 : 3e et 4e cellules (*pl.* plaste; *f.*, fenêtre; *n.*, noyau; *p.*, pyrénoïde). (Observation vitale.)

On note, en plus, qu'il est complètement dépourvu d'enclaves amylacées.

C'est dans la portion inférieure du thalle que s'observe le second phénomène marqué par l'oblitération des fenêtres.

Ce processus intéresse les cellules qui ne subissent plus d'élongation, mais qui commencent à accumuler des matières de réserve. Il débute par l'accroissement en volume de la substance plastidiale et l'envahissement concomitant des fenêtres qui deviennent de plus en plus rétrécies. On note en même temps l'apparition, dans les fenêtres, d'un

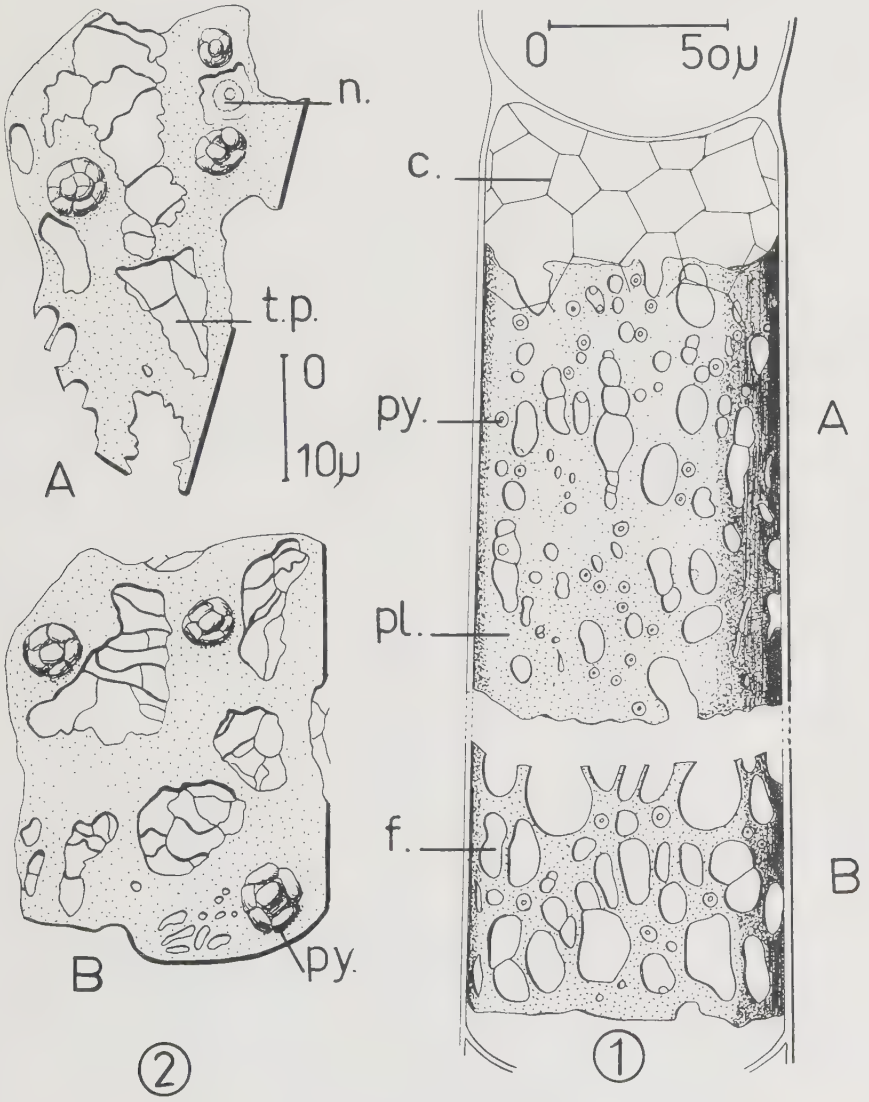


FIG. 19. — *Acrosiphonia spinescens.*

1. Vue superficielle du manchon plastidial illustrant la différence de fenestration entre le sommet et le bas de la cellule (*c.*, réseau cytoplasmique superficiel; *py.*, pyrénoïde; *pl.*, plaste; *f.*, fenêtre).
2. Fragments de plastes de cellules âgées. On notera l'oblitération des fenêtres par un réseau plastidial anastomosé. (*n.*, noyau; *t. p.*, trabécules plastidiales; *py.*, pyrénoïde à coque amylacée polypyramidale.) (Observation vitale.)

réseau plastidial anastomosé et incolore qui semble proliférer à partir de la bordure du plaste (fig. *19*, 2, A et B). Il se charge en substance plastidiale verte et contribue ainsi à remplir les fenêtres. Au fur et

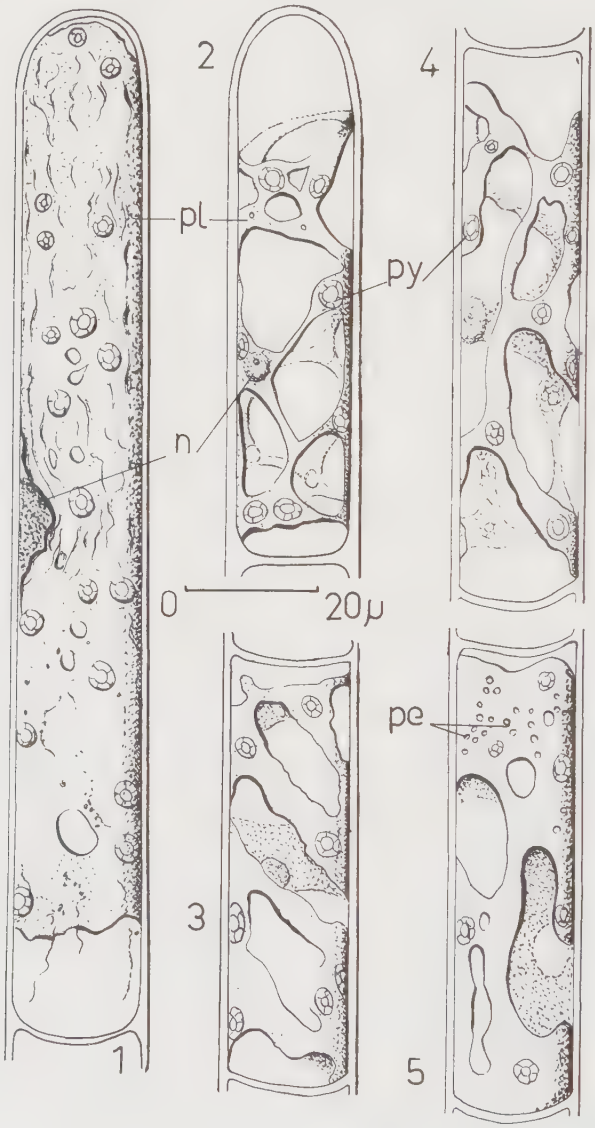


Fig. 20. — *Spongomorpha lanosa.*

Evolution de l'appareil plastidial.

1. Dans une cellule apicale à plaste épais devenant laminaire dans la région inférieure.
2. Dans une cellule apicale non fonctionnelle : plaste à réseau lâche.
3. Dans une cellule intercalaire : appareil plastidial de structure hélicoïdale.
4. Dans une cellule intercalaire : appareil plastidial à réseau lâche.
5. Dans une cellule intercalaire : perforation du plaste. (*pl.*, plaste; *n.*, noyau; *py.*, pyrénoïde; *pe.*, perforations.) (Observation vitale.)

à mesure que l'appareil plastidial se gorge de substance élaborée, les perforations du plaste deviennent de plus en plus indécises. Finalement, le manchon plastidial semble complètement dépourvu de toute perforation (pl. III, phot. 4).

2° ***Le Spongomorpha lanosa.*** — Nous avons trouvé le même processus de différenciation du plaste chez le *Spongomorpha lanosa* (photo 1, pl. IV). On peut le suivre aussi bien dans la cellule apicale

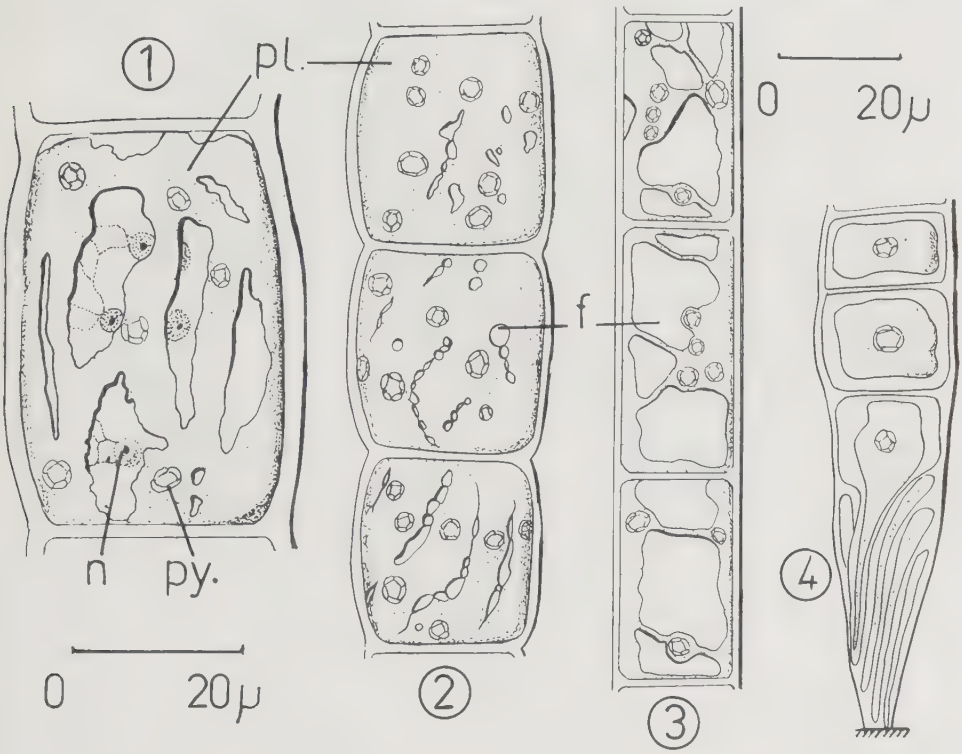


Fig. 21. — *Urospora mirabilis.*

1, 2. Récolté dans la rade de Brest.
1 : cellule intercalaire : plaste pariétal perforé.
2 : cellules intercalaires : plastes à torsion hélicoïdale.
3, 4. Récolté à Plouguerneau.
3 : plaste pariétal réticulé.
4 : région inférieure du thalle montrant le plaste fusionné monopyrène.
(*n.*, noyau; *py.*, pyrénoïde; *pl.*, plaste; *f.*, fenêtre.) (Observation vitale.)

initiale (fig. *20*, 1) que dans une cellule intercalaire (fig. *20*, 5). Ici, la fenestration aboutit à la formation d'un réseau plus lâche que dans le cas précédent (fig. *20*, 4) et on remarque qu'il subit souvent une torsion hélicoïdale (fig. *20*, 3), phénomène déjà signalé par Chadefaud (1935). Il peut, en outre, subir une fenestration complète dans la cellule

initiale apicale, lorsque celle-ci cesse d'être fonctionnelle (fig. *20*, 2). On assiste également chez cette espèce, dans la région inférieure du thalle, à l'accroissement de la masse plastidiale préalable à l'accumulation des produits élaborés.

3° L'Urospora mirabilis. Enfin, chez l'*Urospora mirabilis*, ce phénomène est fondamentalement identique. Chez les individus en provenance de l'Anse de Caro, dans la rade de Brest, les alignements

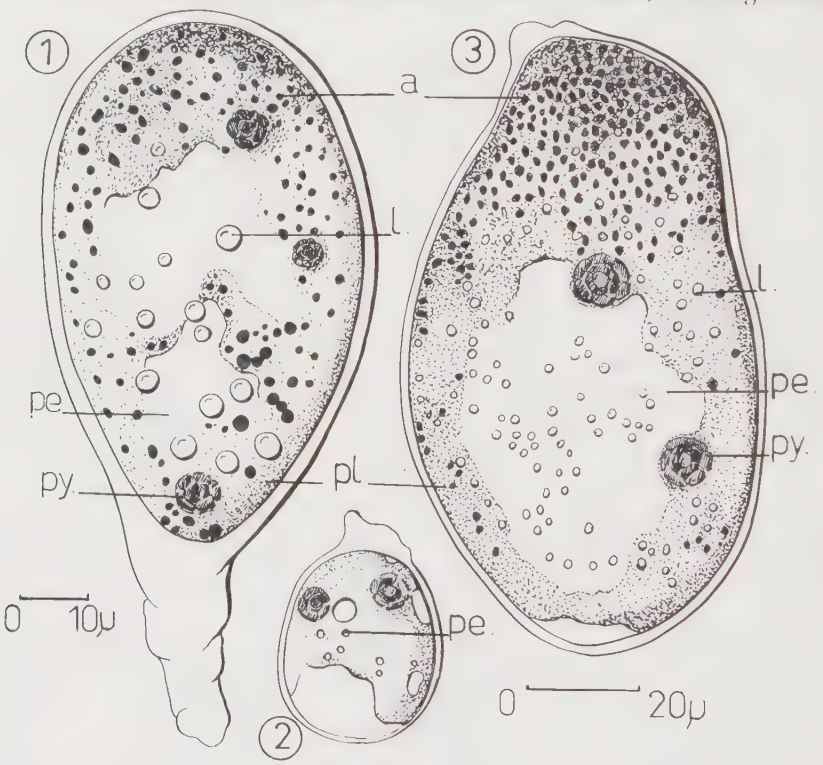


Fig. 22. — 1. *Codiolum petrocelidis* : plaste pariétal fenestré dans sa région inférieure.

2, 3. *Chlorochytrium inclusum* :
2 : jeune individu montrant le plaste en voie de perforation.
3 : individu âgé à plaste largement fenestré.
(*pl.*, plaste; *pe.*, perforation; *py.*, pyrénoïde; *a.*, amidon; *l.*, lipide.) (Coloration au Lugol.)

des perforations du plaste sont obliques par rapport au grand axe de la cellule, délimitant nettement la torsion hélicoïdale (fig. *21*, 1 et 2). Chez des individus récoltés à Plouguerneau, appartenant apparemment à cette espèce, le plaste est plus franchement réticulé (fig. *21*, 3), sauf au niveau des rhizoïdes latéraux, où il peut former une plaque pariétale généralement monopyrène, complètement fusionnée, sans perforations (fig. *21*, 4). Ce même phénomène a été signalé chez l'*Urospora elongata* (Printz, 1932).

4° ***Les sporophytes unicellulaires.*** — L'appareil plastidial des sporophytes unicellulaires reconnus pour ces espèces, ne diffère pas de celui qui vient d'être décrit. Il est toujours pariétal, nettement perforé et fondamentalement unique par cellule. Le processus de perforation s'observe particulièrement bien chez les jeunes individus comme le montre le cas du *Chlorochytrium inclusum* (fig. *22*, 2). Chez les individus adultes les fenêtres plastidiales persistent, en règle générale, seulement dans la portion inférieure de la cellule, tandis que dans la partie supérieure le plaste est condensé en calotte renfermant de gros pyrénoïdes et des matières de réserve en grande abondance (fig. *22*, 3 et 1).

Conclusions sur l'appareil plastidial indivis. — Ces observations permettent donc de conclure à l'existence, chez les trois espèces envisagées, d'un appareil plastidial formé d'un *manchon pariétal* troué, mais *absolument continu*. Son développement porte sur un *mécanisme de perforation et de fenestration* en rapport direct avec le phénomène de l'élongation cellulaire. Puis l'élaboration des produits de synthèse et leur stockage entraînent l'*oblitération des fenêtres. La morphologie du plaste est donc étroitement liée à l'activité physico-chimique de la cellule.*

Ce type plastidial correspond bien à celui décrit et défini par Chadefaud, dès 1935, sous le nom d'*archéoplastidié pariétal,* très caractéristique chez les Ulotrichales s. l. On peut également rapprocher le plaste de ces Algues de celui de l'*Œdogonium* qui possède aussi de larges ouvertures en boutonnières et rappelle parfois tout à fait celui de l'*Acrosiphonia*. Il semble s'agir d'ailleurs d'une simple convergence morphologique, dont on ne peut tirer aucune conclusion phylogénétique.

b) ***L'appareil plastidial subdivisé.***

Ce type se distingue du précédent, car le plaste pariétal manifeste une tendance à se subdiviser en territoires plus ou moins individualisés, réunis entre eux par des ponts plastidiaux, ou des tractus incolores correspondant à la pellicule plastidiale. Bien que ces éléments ne soient jamais complètement isolés, comme par exemple chez les Siphonales, on peut considérer que chacun d'eux a la valeur d'un plaste isolé. Cet appareil plastidial apparaît, en aspect général, comme celui d'un réseau pariétal composé de plaques anastomosées.

Les exemples suivants, empruntés aux espèces appartenant aux genres *Lola, Chætomorpha* et *Cladophora,* nous montrent néanmoins que le degré d'individualisation des éléments anastomosés varie beaucoup dans le groupe. Ce type se révèle apparemment moins facile à définir que les archéoplastidiés pariétaux.

On peut en différencier deux catégories :

a) Dans un premier groupe, on constate que le *réseau plastidial est très incomplètement morcelé* (fig. *23*). On reconnaît néanmoins l'existence de territoires plastidiaux, mais généralement mal délimités. La plupart du temps ils sont réunis entre eux par des ponts plastidiaux, tantôt larges et rubanés, tantôt moniliformes. Ce premier cas est typique du *Cladophora hirta* (fig. *23*, 2), le second du *Cladophora expansa*, *Cladophora flexuosa* et du *Lola lubrica* (fig. *23*, 3, 4, 5) où l'on distingue, en outre, des tractus incolores, produits visiblement par l'étirement des ponts moniliformes. Dans tous les cas, le morcellement de l'appareil plastidial est mal accusé. En même temps, il est frappant de constater la pauvreté en produits élaborés.

b) Dans un deuxième groupe, on note que *le réseau plastidial tend à se subdiviser*. Chez le *Cladophora ramosissima*, on décèle tous les indices de morcellement dans l'appareil plastidial, marqués par des lignes de cassures qui délimitent parfois nettement une unité plastidiale (fig. *23*, 1). Lors de la disjonction des éléments plastidiaux, il apparaît au niveau des cassures un alignement de fenêtres qui ne sont pas de vraies perforations, mais des ouvertures délimitées par de menus filaments incolores, illustrant le fait que les cassures ne sont que des divisions incomplètes. On remarquera, en outre, que le plaste renferme une abondante matière élaborée, ainsi que les territoires délimités.

Ceci nous conduit à considérer *l'appareil plastidial composé*, sans ambiguïté, *d'un réseau disloqué, constitué de plaques, reliées entre elles par des trabécules incolores.*

La figure *24*, 1, la photographie 4, planche IV, relatives au *Cladophora utriculosa*, illustrent une portion de réseau plastidial, très visiblement en voie de fragmentation. On peut y remarquer de grosses plaques arrondies ou angulaires, parfois allongées en bandelettes, selon le grand axe de la cellule. On y décèle en outre les zones de cassures, et la séparation progressive des éléments, laissant apparaître les tractus interplastidiaux. A certains niveaux, les trabécules semblent toutefois absents, ce qui contribue à l'individualisation plus complète des éléments. De plus, certains éléments sont purement chlorophylliens, entièrement dépourvus d'inclusions élaborées, tandis que d'autres sont exclusivement pyrénifères ou amylifères, ou les deux en même temps.

Il en est de même chez le *Chætomorpha Linum* (fig. *24*, 2), Ici, la multiplication du plaste est particulièrement évidente. Chaque plaque pyrénoïdienne prolifère par un processus de bourgeonnement, pour engendrer des éléments susceptibles ensuite de s'individualiser par une constriction incomplète, liée au mode de cassure. Puis les éléments ainsi formés deviennent des foyers d'amylogenèse. Cette évolution est encore plus manifeste dans l'exemple suivant : en effet, chez le *Chætomorpha ærea* (fig. *24*, 3), l'appareil plastidial est aussi très nettement découpé en un grand nombre de plaquettes, entre lesquelles on distingue souvent difficilement les tractus. Dans ce cas, on note régulièrement deux sortes d'éléments plastidiaux : les uns, d'aspect arrondi,

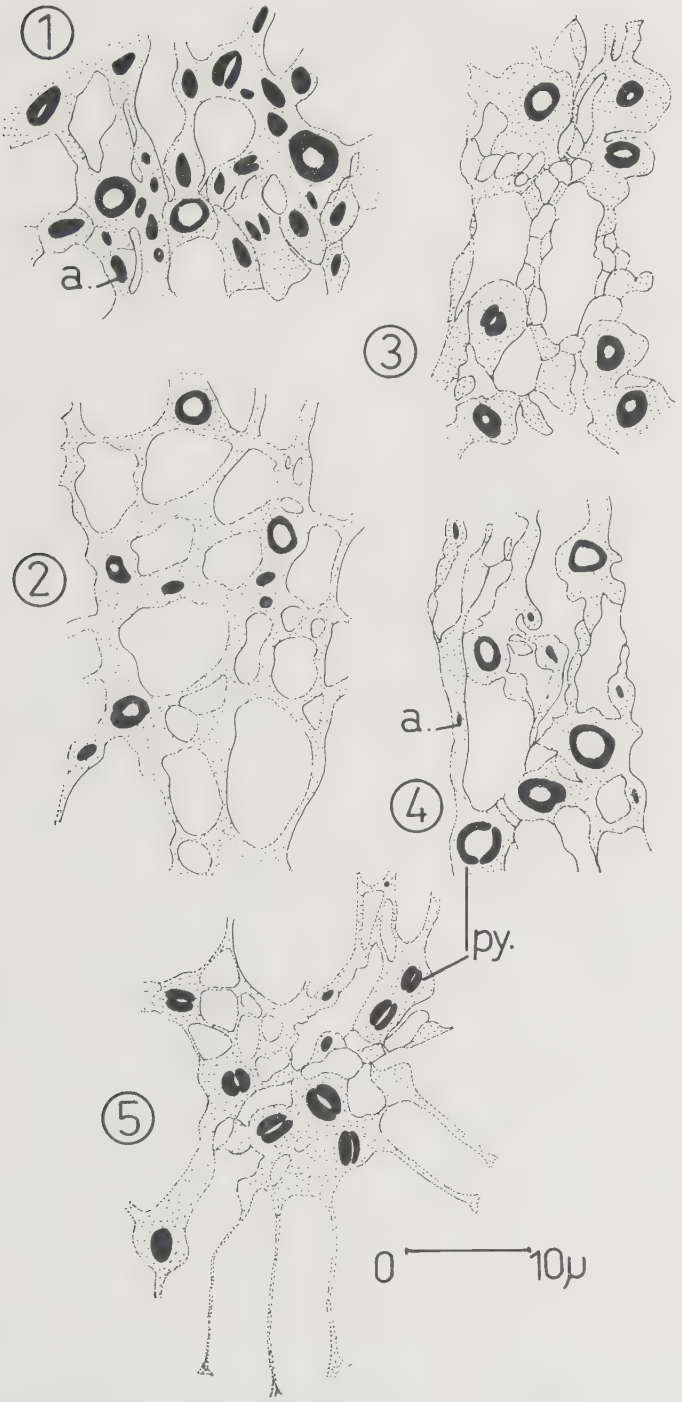


Fig. 23. — *Fragments de plaste montrant un morcellement incomplet.*
1 : *Cladophora ramosissima*; 2 : *Cladophora hirta*; 3 : *Cladophora expansa*; 4 : *Cladophora flexuosa*; 5 : *Lola lubrica.* (Coloration au Lugol.)
(*a.*, amidon; *py.*, pyrénoïde.)

renfermant un pyrénoïde; les autres, d'aspect angulaire ou fusiforme, plus petits, contenant chacun un grain amylacé. Il faut aussi noter l'activité proliféatrice de la plaque pyrénoïdienne, capable de se débiter en fragments dont chacun devient amylifère.

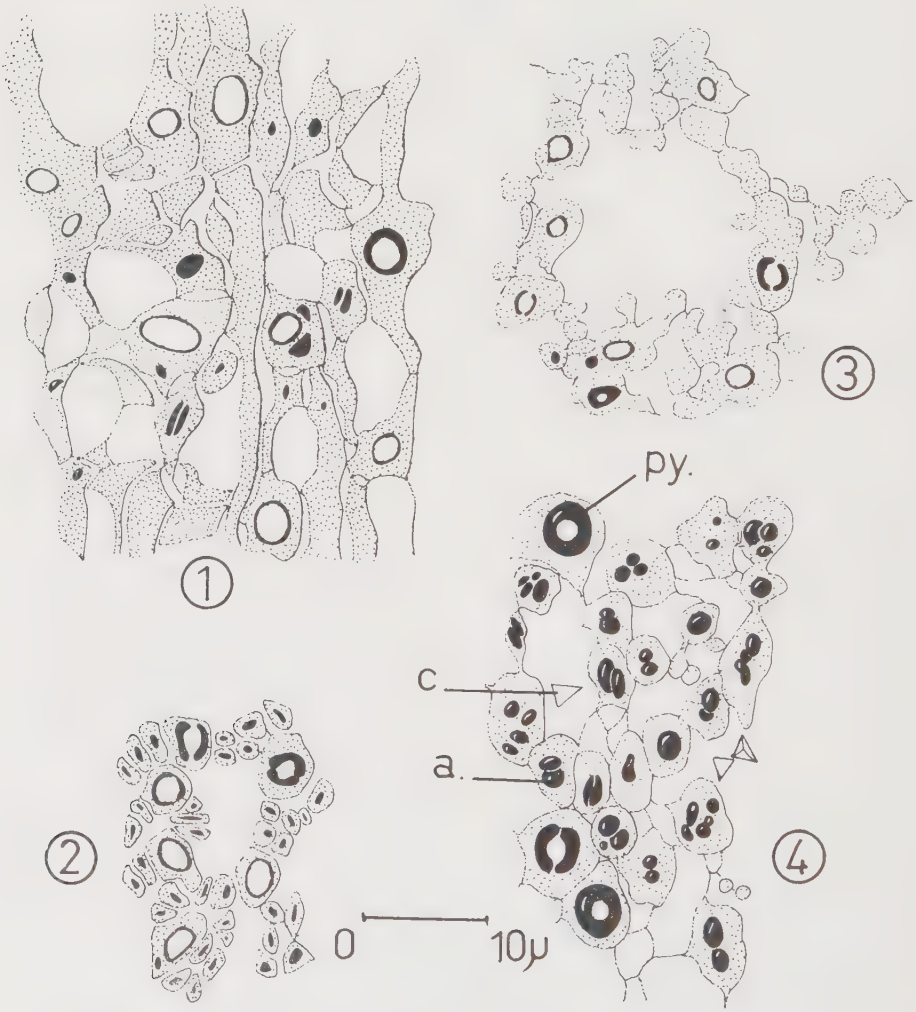


Fig. 24. — *Fragments de plastes montrant le morcellement complet de l'appareil plastidial.*

1 : *Cladophora utriculosa*; 2 : *Chætomorpha Linum*; 3 : *Chætomorpha ærea*; 4 : *Cladophora pellucida*. (Coloration au Lugol.)
(*a.*, amidon; *py.*, pyrénoïde; *c.*, cristal protéique.)

Le morcellement du plaste en plaquettes discoïdes anastomosées est, en plus, particulièrement manifeste chez le *Cladophora pellucida* (fig. *24*, 4). On y observe également la différenciation de l'appareil plastidial en plastes pyrénifères et amylifères; en outre, le réseau anastomosé, bien visible, est en parfaite continuation avec l'enveloppe

plastidiale. Par son aspect général, ce type se rapproche beaucoup de celui décrit et figuré par plusieurs auteurs chez diverses *Siphonocladales* s. st. (Schmitz, 1879 *a*, 1882; Kuckuck, 1907; Feldmann, 1938 *b*; Chadefaud, 1941, 1960).

Enfin, des faits identiques s'observent chez le *Cladophora rupestris*, comme le témoigne la photographie 3′, pl. IV, d'un fragment de plaste vu au microscope interférentiel. On observe des éléments plastidiaux individualisés, réunis en réseau dense par de courtes anastomoses incolores. Dans les zoïdes relativement grands de cette espèce, nous avons pu constater que l'appareil plastidial, strictement pariétal, mais ouvert aux deux extrémités, est également subdivisé en éléments anastomosés, les uns amylifères, les autres pyrénifères. Ainsi, l'appareil plastidial peut être fondamentalement morcelé durant tous les stades du développement de l'Algue.

Interprétations. — Par conséquent, le trait saillant dans la morphologie de l'appareil plastidial, dans ce deuxième groupe structural que nous venons de dégager chez les Cladophoracées, est bien la tendance du plaste au morcellement en réseau anastomosé : cette évolution semble liée à l'activité élaboratrice du plaste.

Ce mode de différenciation s'accorde bien avec l'interprétation de Chadefaud (1935) qui pense que les centres élaborateurs de plastes tendent à devenir « des centres d'unités morphologiques ».

Ainsi, on peut interpréter le plaste du premier groupe structural, caractérisé par un réseau presque continu, comme étant simplement *incomplètement différencié* : la rareté des centres élaborateurs montre qu'il en est effectivement ainsi.

On peut donc considérer que *les deux groupes structuraux appartiennent au même type fondamental.* Ce type offre des caractères intermédiaires entre le type archéoplastidié, à plaste continu, et le type néoplastidié, à plastes complètement séparés. Il se rattache très logiquement au *type mésoplastidié* tel que Chadefaud l'a défini (1935).

Nous signalerons enfin que la tendance à la fragmentation de l'appareil plastidial chez les mésoplastidiés a comme conséquence immédiate l'accroissement considérable de la surface plastidiale dans la cellule. En comparant avec les archéoplastidiés, on serait tenté d'y voir une spécialisation physiologique plus accusée. Le maximum de cette spécialisation s'observerait chez les néoplastidiés où la cellule possède une multitude de petits plastes isolés, constamment transportés par les courants cytoplasmiques, et capables de bourgeonner pour donner des éléments identiques et indépendants.

Conclusions générales. — L'étude morphologique de l'appareil plastidial chez les Cladophoracées a, en somme, permis de distinguer entre deux types, le type *archéoplastidié pariétal (Urospora, Spongomorpha, Acrosiphonia)* et le type *mésoplastidié (Lola, Chætomorpha, Cladophora)*, auquel se rattache le *Rhizoclonium*, selon les observations de Chadefaud (1935).

II. — LES INCLUSIONS ÉLABORÉES DE L'APPAREIL PLASTIDIAL

Chez les Cladophoracées, dans la cellule végétative ordinaire, ces inclusions sont de deux sortes :

— d'une part, les pyrénoïdes proprement dits, avec leur coque amylacée;

— d'autre part, les enclaves stromatiques, pour la majeure partie amylacées.

1° Les pyrénoïdes.

Généralités. — Le pyrénoïde, au sens original du mot, créé par Schmitz (1883), se définit comme un organite de nature lipoprotidique mal connue, inclus ou rattaché au plaste chez un grand nombre d'Algues, et chez les Bryophytes du genre *Anthoceros*. On sait de plus que le pyrénoïde est susceptible d'apparaître « *de novo* » et qu'il est *capable de se multiplier* par une sorte d'autoreproduction. *Son rôle* est cependant mal connu, mais il semble lié à l'activité élaboratrice du plaste, et notamment à l'amylogenèse où il jouerait le rôle d'un centre élaborateur formant une sorte de « drainage system » (Sager et Palade, 1957).

Depuis les travaux de Lutman (1910) sur le *Closterium*, on sait que les pyrénoïdes sont structurés. Cette *structure* a fait l'objet de nombreuses études dont les plus importantes sont celles de Geitler (1926), de Czurda (1929), puis de Chadefaud (1935, 1941).

D'après ce dernier auteur, le pyrénoïde est composé :

— d'un ou de plusieurs *pyrénosomes*, fortement chromophiles (« Pyrenoidkörner » des auteurs de langue allemande);

— la substance fondamentale du pyrénoïde, le *pyrénophore*, beaucoup moins chromophile, dans laquelle les pyrénosomes sont enfoncés.

Outre ces éléments fondamentaux, il existerait, selon Chadefaud, un grain sidérophile, *le centriole pyrénoïdien*, constituant « le centre plastidial pyrénogène », souvent très difficilement discernable. Suivant le nombre et la disposition des pyrénosomes, Chadefaud distingue parmi les structures pyrénoïdiennes connues, entre divers types : type simple, type bilenticulaire, type polypyramidal ombiliqué ou globuleux, type zoné.

Le pyrénoïde a fait l'objet d'études au microscope électronique (Albertsson et Leyon, 1954; Leyon, 1954; Chardard et Rouiller, 1957; Chardard, 1957; Sager et Palade, 1957; Kaja, 1957; Butterfasz, 1957; Moner et Chapman, 1960). Les observations les plus récentes (Gibbs, 1960), relatives au pyrénoïde de l'*Euglena gracilis*,

ont montré que le pyrénosome ne correspond pas, contrairement à l'opinion générale, à la différenciation des disques lamellaires du plaste, mais à la condensation locale de la substance plastidiale fondamentale située *entre* les disques lamellaires; ces derniers sont toujours en continuité directe avec le reste du système lamellaire. Chez l'*Anthoceros* (Kaja, 1957), il a été en plus démontré que le pyrénosome n'est pas tout à fait homogène, mais de structure fibrillaire. Dans aucun des cas étudiés, l'observation au microscope électronique n'a révélé l'existence d'un centriole pyrénoïdien.

En adoptant ce schéma structural du pyrénoïde, nous avons pu reconnaître chez les Cladophoracées l'existence de deux types majeurs:

— le *type polypyramidal* et
— le *type bilenticulaire* (S. Jónsson, 1956).

Cependant, en étudiant ces structures, nous avons essayé de considérer en même temps le problème fonctionnel du pyrénoïde.

a) Les pyrénoïdes polypyramidaux.

Les espèces des genres *Acrosiphonia, Spongomorpha* et *Urospora* possèdent des pyrénoïdes pouvant être rattachés à ce type structural. Chaque plaste en renferme d'une façon constante et parfois en grande abondance, comme par exemple l'*Acrosiphonia spinescens*.

Morphologie. — Sur le vivant, au microscope interférentiel, on constate que les pyrénoïdes, inclus dans le plaste, déterminent un épaississement en saillie de la lame plastidiale, surtout chez l'*Acrosiphonia spinescens*, où le pyrénoïde présente une forme plus globuleuse que chez l'*Urospora mirabilis* et le *Spongomorpha lanosa*.

La deuxième remarque porte sur la *dimension* du pyrénoïde en fonction de l'état du plaste qui le renferme. On constate d'une façon générale que les pyrénoïdes de ces espèces sont beaucoup moins développés dans le plaste en voie de différenciation que dans celui ayant achevé sa différenciation et étant entré dans sa phase élaboratrice. Cette constatation permet de suggérer l'existence d'un rapport fonctionnel entre le plaste et le pyrénoïde. Elle trouve une confirmation partielle dans l'existence d'une *couronne amylacée* de faible épaisseur autour des pyrénoïdes de petite taille dans les jeunes plastes, couronne importante autour des pyrénoïdes de grande taille dans les plastes âgés. Cette constatation est en accord avec celle faite chez certaines Zygophycées (Steinecke et Ziegenspeck, 1928).

Lorsque l'enveloppe amylacée est bien développée, elle apparaît nettement composée de nombreuses plaques angulaires disjointes et enrobant d'une coque l'ensemble du territoire pyrénoïdien (fig. *19*, 2, pl. III, phot. 4).

Structure. - L'organisation du pyrénoïde proprement dit peut être mise en évidence après coloration à l'hématoxyline ferrique, selon la méthode mitochondriale, suivie d'une différenciation convenablement poussée; dans ce cas l'enveloppe amylacée reste incolore.

Conformément à l'idée du rapport fonctionnel entre plaste et pyrénoïde, nous avons constaté que cette organisation présente son aspect le plus typique dans les pyrénoïdes appartenant au plaste dont le degré de différenciation était intermédiaire entre plaste jeune et âgé.

Dans ce cas (fig. *25*, 1 *a*, 2 *a*, 3 *a*), on constate tout d'abord, et avant que soit trop poussée la différenciation, que le pyrénoïde proprement dit est uniformément coloré en noir, tandis que des trabécules, également chromophiles, rayonnent à travers les pertuis laissés entre les plaques amylacées, pour ensuite envelopper ces dernières complètement. Le pyrénoïde apparaît donc relié au plaste par des connexions plastidiales qui sont sans doute les lamelles stromatiques se prolongeant dans le pyrénoïde, fait confirmé par le microscope électronique chez certaines autres espèces d'Algues (Leyon, 1954).

En poursuivant davantage la différenciation, on voit apparaître la structure du pyrénoïde. Celle-ci varie selon le cas envisagé.

— Chez le *Spongomorpha lanosa*, le pyrénoïde est *le plus typiquement polypyramidal*. La figure *25*, 1 *b*, montre plusieurs masses pyramidales fortement sidérophiles, disposées à la périphérie du territoire pyrénoïdien, en rayonnant autour d'un centre géométrique. Ces éléments correspondent parfaitement aux *pyrénosomes*.

D'autre part, on remarque que ces derniers sont enchâssés dans une portion à peine colorée qui remplit le reste du territoire pyrénoïdien. On reconnaît là le *pyrénophore*. Par contre, on ne décèle aucun indice du centriole pyrénoïdien qui, théoriquement, pourrait occuper le centre de ce territoire.

— Chez l'*Acrosiphonia spinescens* et l'*Urospora mirabilis* le pyrénoïde présente une structure un peu différente pouvant, à la rigueur, être considérée comme type particulier.

En effet, sur la figure *25*, 2 *b*, relative à l'*Acrosiphonia spinescens*, on note l'existence de masses périphériques rayonnantes noyées dans le pyrénophore. Par leur position et leur propriété tinctoriale, elles rappellent les pyrénosomes. Mais contrairement au cas précédent, ceux-ci sont reliés à une masse compacte et très chromophile qui occupe la position théorique du centriole. Etant donné l'importance de cette masse, il est cependant difficile de l'attribuer à cet élément qui, généralement, est ponctiforme et isolé. On la considère comme faisant partie du pyrénosome qui représente donc dans ce cas un type particulier que l'on peut qualifier de type *étoilé*.

Chez l'*Urospora mirabilis* (fig. *25*, 3 *a* et *b*), on rencontre un type analogue, mais beaucoup moins régulier, ou même différent, lorsque l'étoile pyrénosomique présente parfois un centre creux ou incolore,

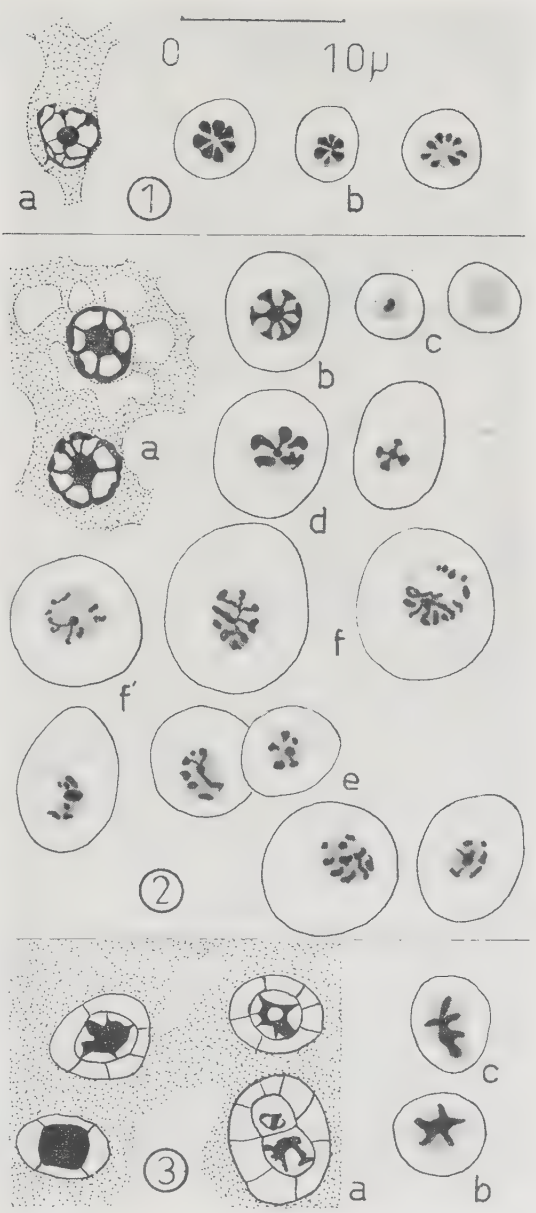


Fig. 25.
Structure des pyrénoïdes polypyramidaux.

1. *Spongomorpha lanosa.* *a*, pyrénoïde dans le plaste entouré de ses plaques amylacées; *b*, structure du pyrénoïde montrant le pyrénosome rayonnant.
2. *Acrosiphonia spinescens.* *a*, pyrénoïde dans le plaste; *b*, structure du pyrénoïde : les pyronosomes rayonnants sont reliés au pyrénosome central; *c*, jeune pyrénoïde faiblement amylifère; *d*, *f*, *f'*, modifications structurales des pyrénoïdes âgés (les pyrénosomes se résolvant en granules); *e*, pulvérisation du pyrénosome lors de la bipartition du pyrénoïde.
3. *Urospora mirabilis.* *a*, pyrénoïde dans le plaste; *b*, structure étoilée du pyrénosome; *c*, étirement du pyrénosome lors de la division du pyrénoïde.

(Coloration : hématoxyline ferrique de Regaud.)

comme si la masse centrale comportait une certaine hétérogénéité structurale.

— A côté de ces structures pouvant être considérées comme typiques, on observe très fréquemment des modifications structurales, qui ne sont pas de simples altérations pathologiques du pyrénoïde, mais qui sont sans doute liées à son évolution.

Nous avons saisi quelques phénomènes à ce sujet, surtout chez l'*Acrosiphonia spinescens*.

Ainsi, les jeunes pyrénoïdes, encore faiblement amylifères dans le plaste en voie de différenciation, possèdent des pyrénosomes tout à fait rudimentaires, ou en sont complètement dépourvus (fig. 25, 2 *c*), alors que dans les pyrénoïdes fortement amylifères, dans les plastes âgés, on assiste à la multiplication des pyrénosomes et à leur fragmentation en granules épars (fig. 25, 2 *d*), constatation en faveur d'un lien morphologique, voire fonctionnel, entre pyrénosomes et amylogenèse pyrénoïdienne, comme l'a suggéré Geitler (1926). En même temps, on remarque la régression notable du centre pyrénosomique. Des figures analogues s'observent lors de la bipartition du pyrénoïde (fig. 25, 2 *e*), comme ceci a d'ailleurs déjà été signalé dans le pyrénoïde du type zoné de l'*Hormidium* sp. (Chadefaud, 1935). Chez l'*Urospora mirabilis*, nous avons cependant constaté que la division du pyrénoïde est plutôt accompagnée de l'étirement du pyrénosome (fig. 25, 3 *c*). Enfin, au cours de la zoïdogenèse chez l'*Acrosiphonia spinescens*, nous avons observé la désorganisation totale du pyrénoïde par une dissolution qui gagne progressivement l'ensemble du pyrénophore et du pyrénosome, tandis que l'enveloppe pyrénoïdienne semble encore respectée (fig. 25, 2 *f*, *f'*). Un phénomène analogue a été décrit et figuré par Timberlake (1901) chez les *Hydrodictyon*. Dans quelques cas, nous avons vu que cette désintégration se manifeste par l'expulsion du pyrénoïde hors de l'enveloppe amylacée.

La structure du pyrénoïde semble ainsi commandée par son activité élaboratrice, laquelle est à son tour strictement liée au degré de différenciation du plaste. On note tout particulièrement l'étroite concordance entre le développement des pyrénosomes et celui de la coque amylacée. C'est précisément au cours de l'amylogenèse pyrénoïdienne que les pyrénosomes apparaissent les plus fonctionnels, offrant en même temps leur aspect le plus typique. Avant que soit amorcée l'amylogenèse, les pyrénosomes sont par contre faiblement représentés, et, lorsqu'il n'y a plus d'amylogenèse, on constate leur régression, comme si leur rôle était achevé.

Nos observations appuient donc l'hypothèse actuelle militant en faveur d'un *rôle important joué par les pyrénoïdes dans l'amylogenèse pyrénoïdienne*.

b) Les pyrénoïdes bilenticulaires.

Ce type de pyrénoïde, bien différent du précédent, se caractérise par l'existence de deux pyrénosomes lenticulaires plan-convexes, accolés par leurs faces planes; sur chaque pyrénosome est moulée une calotte amylacée.

Ce pyrénoïde, le plus répandu chez les Algues vertes, a été rencontré par nous chez les espèces appartenant aux genres *Rhizoclonium*, *Lola*, *Chætomorpha* et *Cladophora*.

Morphologie. — La photographie 3, pl. IV, représente une portion de plaste chez le *Cladophora rupestris*, vue sur le vivant, au microscope interférentiel. Les pyrénoïdes apparaissent, du fait d'une mise au point superficielle, sous forme de cratères dominant les plaques plastidiales. Chez certains, on décèle parfaitement les deux calottes amylacées concaves-convexes autour du cratère pyrénoïdien, tandis que chez d'autres ce moule amylacé forme un anneau continu. Ce fait indique l'orientation variable du pyrénoïde au sein du plaste. Dans le premier cas, en effet, le pyrénoïde est en vue polaire ou de face, dans le deuxième il est de profil.

Ce fait est tout à fait général, comme en témoignent les figures montrant l'enveloppe pyrénoïdienne, après coloration à la solution iodo-iodurée.

Structure. — *Typique :* après coloration à l'hématoxyline ferrique, on observe les pyrénosomes diversement orientés par rapport à la surface du plaste, ce qui confirme notre constatation précédente (fig. *26*, 1, 2, 3, 4). En vue de face ou en vue polaire, on aperçoit les deux masses pyrénosomiques séparées par la ligne claire du pyrénophore; en vue de profil, on voit seulement un des pyrénosomes masquant le territoire central du pyrénoïde, qui apparaît alors uniformément coloré en noir. On observe aussi toutes les positions intermédiaires entre ces deux cas extrêmes; en outre, les pyrénosomes se prolongent vers l'extérieur par de fins tractus qui passent entre les coques amylacées, comme dans le cas du pyrénoïde polypyramidal.

— Outre cette structure typique du pyrénoïde bilenticulaire, on rencontre fréquemment des figures voisines, manifestations de la prolifération des pyrénosomes. En effet, ces derniers se présentent tantôt exagérément étirés (fig. *26*, 1), tantôt crochus ou virguliformes, tantôt munis d'excroissances diverses. Le cas du *Rhizoclonium riparium* nous montre tout particulièrement que ces déformations sont sans doute à mettre en rapport avec la multiplication du pyrénoïde : nous avons en effet souvent observé, pour cette espèce, trois pyrénosomes empilés (au lieu de deux), rappelant alors les pyrénoïdes de type zoné. Geitler (1926) a signalé ce même phénomène chez l'*Enteromorpha compressa*. La figure *26*, 2, laisse suggérer que le troisième pyrénosome pourrait résulter d'un des deux pyrénosomes primitifs par l'isolement d'un petit cône à peine coloré, surmonté d'un granule ponctiforme très sidérophile. Chez le *Cladophora utriculosa* (fig. *26*, 3), nous avons trouvé des granules identiques, mais cette fois-ci sur chacun des deux pyrénosomes. Par leur disposition et leur propriété tinctoriale, ces grains rappellent fortement les centrioles pyrénoïdiens tels que Chadefaud les a décrits et figurés (1941) dans le pyrénoïde bilenticulaire chez l'*Anadyomene stellata*.

Dans les cas étudiés par nous, il est toutefois certain que ces grains ne sont visibles qu'au moment de la prolifération des pyrénosomes. Cette constatation pose le problème de la constance des centrioles dans les pyrénoïdes.

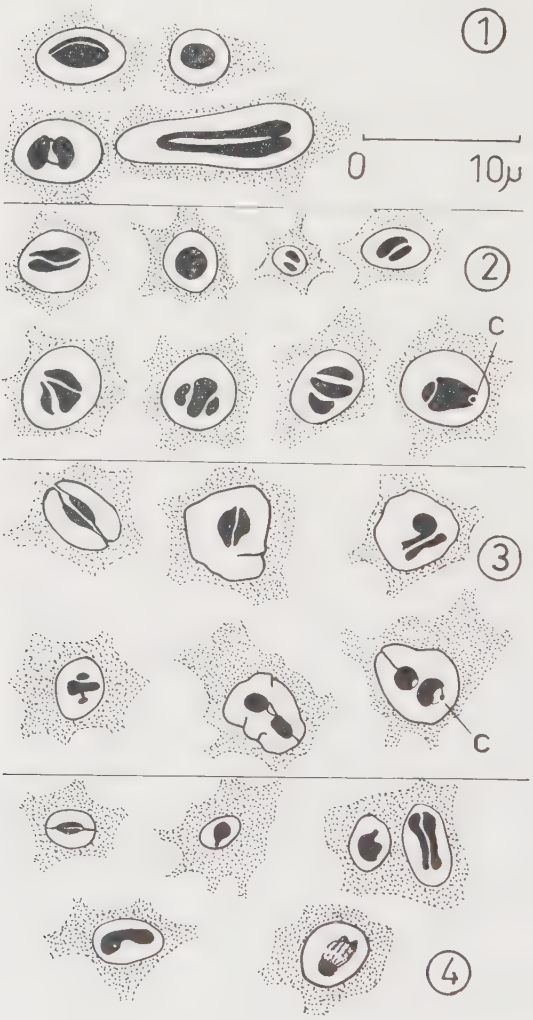


Fig. 26.
Structure des pyrénoïdes bilenticulaires.

1. *Lola capillaris :* orientations diverses et étirements variables des pyrénosomes.
2. *Rhizoclonium riparium :* pyrénoïdes à 2 et 3 pyrénosomes; en bas à droite, pyrénoïdes à centriole *(c.)*.
3. *Cladophora utriculosa :* pyrénoïdes montrant divers aspects de prolifération des pyrénosomes; en bas, à droite : pyrénoïde en voie de division (*c :* centriole).
4. *Lola lubrica :* divers aspects des pyrénoïdes.

(Coloration : hématoxyline de Regaud.)

2° *Les enclaves amylacées stromatiques.*

Outre l'amidon pyrénoïdien, il existe, dans les plastes et *chez toutes les Cladophoracées, des inclusions amylacées stromatiques* colorables au Lugol, ou selon la méthode de P. A. S.

C'est sans doute à tort que Smith (1946) signalait leur inexistence chez le *Spongomorpha coalita*. Il faut noter toutefois que leur présence

et leur abondance varient notablement. Certaines cellules peuvent en contenir, d'autres en sont dépourvues.

Nous avons déjà noté, à propos de nos études sur la morphologie de l'appareil plastidial, que la teneur en *matière amylacée est strictement liée au degré de différenciation du plaste, aussi bien chez les archéoplastidiés que chez les mésoplastidiés, et que l'activité élaboratrice commande la morphologie du plaste.*

Dans les deux cas l'amylogenèse stromatique coïncide avec la phase ultime de la différenciation plastidiale. C'est pourquoi les plastes en voie de différenciation sont en général faiblement amylifères, comme nous le montrent les exemples précités du *Chætomorpha Linum* et du *Cladophora utriculosa* parmi les mésoplastidiés, ou bien sont complètement dépourvus d'amidon stromatique, comme dans les cas étudiés des archéoplastidiés. C'est seulement dans les plastes âgés, complètement différenciés, que s'élabore l'amidon stromatique. Nous en avons vu plusieurs exemples chez les mésoplastidiés : *Chætomorpha ærea, Cladophora pellucida, Cladophora rupestris.* Le cas de l'*Acrosiphonia spinescens,* archéoplastidié, est semblable (fig. 27, 3). Chez cette espèce ce fait expliquerait, d'autre part, l'absence d'amidon stromatique dans la portion supérieure du thalle, où le plaste est en voie de différenciation, et sa présence dans la partie inférieure où le plaste est complètement différencié.

Nous voyons donc que l'amylogenèse stromatique est conditionnée par le degré de différenciation de l'appareil plastidial et qu'il y a une étroite connexion entre les deux phénomènes. Bien entendu, il s'agit là seulement des conditions intrinsèques de l'amylogenèse.

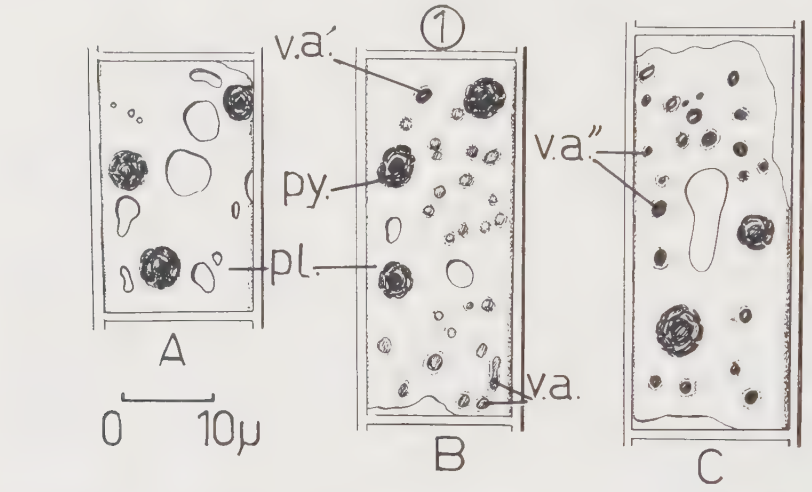
L'amylogenèse. — Le *Spongomorpha lanosa,* obtenu au laboratoire et maintenu en culture, nous a permis de saisir quelques stades de l'amylogenèse stromatique.

La figure 27, 1 A, B, C, illustre quelques étapes de ce mécanisme tel qu'il se révèle dans un même filament d'Algue traité directement par une solution iodo-iodurée :

a) Dans une première cellule (fig. 27, 1 A), se dessine une lame plastidiale pariétale, perforée, contenant de l'amidon pyrénoïdien, coloré en brun foncé noirâtre, mais totalement dépourvue d'amidon stromatique.

b) Dans la cellule de la figure 27, 1 B, outre l'amidon pyrénoïdien, est visible un certain nombre de vésicules colorées en brun jaunâtre uniforme, chacune étant cernée d'un anneau incolore. Ces vésicules sont soit sphériques, soit ovoïdes, soit allongées et étranglées par leur milieu, comme si elles étaient en voie de se diviser. D'ailleurs, elles se présentent souvent groupées par deux, comme venant de se diviser. Enfin, on trouve dans ce même plaste une vésicule dont les bords sont colorés de la même manière que l'amidon pyrénoïdien, tandis qu'une petite fente persiste en son milieu.

c) Dans une troisième cellule (fig. 27, 1 C), on aperçoit, avoisinant quelques vésicules des deux catégories précédentes, de nombreux grains uniformément colorés, comme les plaques pyrénoïdiennes : ce sont des grains amylacés.



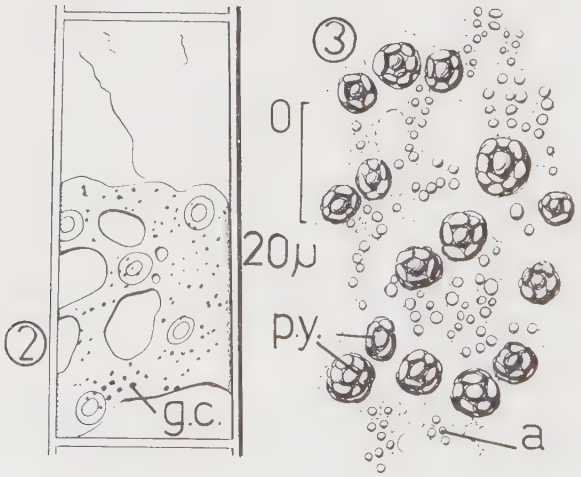


Fig. 27.

1. L'amylogenèse stromatique chez le *Spongomorpha lanosa*.

A. Plaste perforé dépourvu d'inclusions amylacées stromatiques, mais contenant de gros pyrénoïdes amylifères.

B. Début de l'amylogenèse stromatique.

C. Amylogenèse achevée. (*pl.*, plaste; *py.*, pyrénoïde; *v. a*, vésicule amylifère uniformément teintée; *v. a'.*, vésicule dont l'amidon commence à se déposer en bordure; *v. a''.*, vésicules remplies d'amidon.) (Coloration au Lugol.)

2. Inclusions caroténoïdes dans un plaste contracté d'une cellule âgée du *Spongomorpha lanosa*. (*g. c.*, granule caroténoïde.) (Observation vitale.)

3. Fragment de plaste âgé de l'*Acrosiphonia spinescens*, montrant l'oblitération d'un plaste, de nombreux pyrénoïdes fortement amylifères et d'abondantes inclusions amylacées. (*py.*, pyrénoïdes; *a.*, amidon.) (Observation vitale.)

Ces observations tendent à démontrer dans ce cas que l'amylogenèse stromatique s'effectue dans la substance fondamentale du plaste, par formation de poches qui deviennent très tôt légèrement amylifères. A ce stade, elles semblent susceptibles de se diviser par bipartition. L'évolution ultérieure de l'enclave amylacée est marquée

par l'élaboration de l'amidon, déposé d'abord sur le pourtour de la poche amylifère, puis remplissant ensuite l'ensemble du territoire de celle-ci. Enfin, l'amylogenèse stromatique est rigoureusement postérieure à l'amylogenèse pyrénoïdienne. Ce dernier point confirme une constatation faite chez le *Chætomorpha ærea* par Czurda (1928).

⁂

Quant aux inclusions caroténoïdes, nous n'en avons trouvé que très rarement chez les Cladophoracées, dans les cellules végétatives. Chez le *Spongomorpha lanosa,* nous avons cependant révélé l'existence de plaste carotinifère dans des cellules âgées, à l'état subléthal, dépourvues d'inclusions stromatiques amylacées, pauvres en amidon pyrénoïdien (fig. 27, 2).

Une constatation analogue a été faite par Chadefaud (1935) chez l'*Œdogonium Donellii.*

CHAPITRE III

LE CHONDRIOME ET AUTRES INCLUSIONS DU CYTOPLASME

1° Le chondriome.

Le chondriome, chez les Cladophoracées, est assez mal connu. Son existence a été signalée chez deux espèces seulement; le *Rhizoclonium hieroglyphicum* et le *Spongomorpha lanosa*, où il est du type filamenteux et ramifié (Chadefaud, 1935). Ces résultats, selon P. Dangeard (1947) n'offrent pas toute garantie, étant donné la confusion possible de ces éléments avec les fils cytoplasmiques. P. Dangeard (1930) fait également remarquer l'inconstance de ces éléments chez les Cladophoracées.

En réalité, nous avons noté que le chondriome échappe souvent à l'observation, sans que nous puissions en donner une solide explication. Dans un filament d'Algue, on rencontre des chondriosomes dans certaines cellules et non dans d'autres qui pourtant, apparemment, offrent le même degré de différenciation. Quelques cas nous ont cependant permis de nous convaincre de l'existence du chondriome et de sa morphologie.

La figure *28*, 3, représente une portion de cellule chez le *Chætomorpha Linum* vue sur le vivant au microscope interférentiel. Outre le réseau cytoplasmique superficiel, on remarque l'appareil plastidial entièrement transformé en amidon. Dans le cytoplasme fondamental, on décèle des anneaux cytoplasmiques (pinocytose ?), des gouttelettes lipidiques, et enfin de menus filaments à bouts libres, plus ou moins longs, mais jamais ramifiés. Ceux-ci sont doués de mouvements trépidants et ondulatoires; ils sont souvent accolés aux globules lipidiques avec lesquels ils sont capables de former des pelotons.

Dans ce cas, les chondriosomes sont donc filamenteux et simples.

Après coloration subléthale au violet crystal, nous avons trouvé des figures très analogues chez l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *28*, 1 A), le chondriome étant nettement extra-plastidial et non ramifié; cependant, la méthode mitochondriale de Regaud révèle des filaments soit simples, soit bifurqués, et souvent découpés en chapelets (fig. *28*, 1 B).

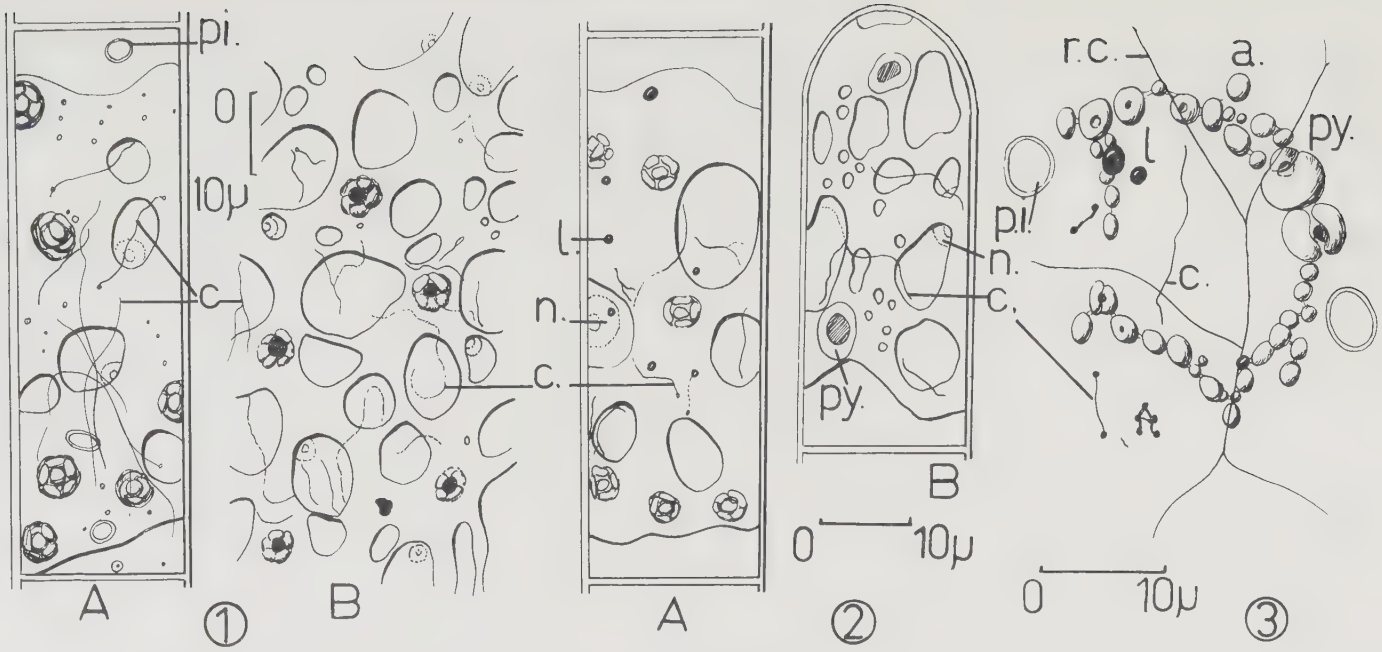


FIG. 28. — *Le chondriome.*

1. *Acrosiphonia spinescens.* — *A.* Chondriosomes filamenteux simples, extérieurs au plaste (coloration subléthale au violet crystal).

   B. Chondriosomes filamenteux ramifiés (méthode mitochondriale de Regaud).

2. *Spongomorpha lanosa.* — *A.* Chondriosomes filamenteux et ramifiés (coloration subvitale au vert Janus).

   B. Chondriosomes filamenteux (coloration selon la méthode d'Altmann).

3. *Chætomorpha Linum.* — Un territoire cellulaire montrant les chondriosomes filamenteux et simples (observation vitale au microscope interférentiel).

(*c.*, chondriosomes; *pi.*, pinocytose ?; *n.*, noyau; *l.*, lipides; *py.*, pyrénoïdes; *a.*, amidon; *r. c.*, réseau cytoplasmique.)

Enfin, chez le *Spongomorpha lanosa*, le chondriome apparaît, soit filamenteux, soit ramifié, aussi bien à l'état subvital, après coloration au vert Janus (fig. *28*, 2 A), qu'à l'état fixé après coloration à la fuchsine acide anilinée selon la méthode d'Altmann (fig. *28*, 2 B). Cependant, chez cette espèce, il est particulièrement facile de confondre le chondriome, non pas avec les fils cytoplasmiques, mais avec les trabécules plastidiaux incolores qui apparaissent dans certaines cellules âgées à chromatophore contracté.

En somme dans les cas étudiés, le chondriome est incontestablement filamenteux. En outre, dans les meilleures conditions d'observation, il apparaît parfaitement simple, mais il n'est pas à exclure qu'il puisse présenter des ramifications. En tout cas, le chondriome offre une indépendance totale vis-à-vis du chromatophore.

2° *Les inclusions lipidiques.*

On arrive toujours à distinguer, même sur le vivant, des globules lipidiques réfringents, parsemés dans la couche cytoplasmique pariétale. Ils sont osmiophiles et se colorent en noir par le noir Soudan. En règle générale, les globules lipidiques sont peu abondants dans les jeunes cellules où ils se présentent sous forme de minuscules gouttelettes. Dans les cellules âgées, ces gouttelettes grossissent peu à peu et finissent par s'accumuler en très grand nombre. Chez le *Codiolum petrocelidis*, elles arrivent parfois à masquer le reste du contenu cellulaire par leur abondance (photo 2, pl. IX) qui n'exclut nullement la présence de réserves glucidiques. Il en est de même dans les cellules inférieures du thalle, chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*. Il est intéressant de noter que c'est à partir de ces cellules, en quelque sorte anormalement grosses, que prennent naissance, chez cette espèce, les gamétocystes, ce qui expliquerait, en outre, leur localisation dans la portion inférieure du thalle.

Nous avons noté, à propos du chondriome chez le *Chætomorpha Linum*, la disposition particulière des globules lipidiques vis-à-vis de cet élément. Cette association n'est pas sans rappeler les *élaioplastes*. Est-ce que le chondriome reconnu comme tel représente en réalité ce type de plaste ? L'hypothèse n'est pas entièrement à exclure. Elle permettrait d'expliquer tout au moins la précarité du chondriome, qui est vraiment frappante.

CHAPITRE IV

LE SYSTÈME VACUOLAIRE

Un énorme réservoir vacuolaire occupe tout le territoire central de la cellule végétative chez les Cladophoracées. Il est facilement mis en évidence grâce à des colorations vitales, soit par le bleu de crésyle, soit par le rouge neutre. De plus, on rencontre souvent, extérieures à la vacuole centrale, de petites vacuoles périphériques à suc beaucoup plus concentré. Certains auteurs (Giekhorn et Moschl, 1930; Lanz, 1942), les considérant comme des vacuoles spécialisées, ont conclu à leur indépendance vis-à-vis de la vacuole centrale. Selon P. Dangeard (1932), les vacuoles périphériques se transmettraient par les corps reproducteurs, ce qui indiquerait, en outre, que les vacuoles périphériques correspondent à une formation permanente de la cellule, et qu'elles n'apparaissent pas « *de novo* ». Pour Chadefaud (1935), les vacuoles périphériques tendent, chez le *Spongomorpha lanosa*, à se fusionner à la vacuole centrale.

Nous avons essayé de préciser le rapport entre la vacuole centrale et les vacuoles périphériques, en comparant l'évolution des vacuoles, d'une part, lors de la germination d'un zoïde, et, d'autre part, lors de la différenciation de la cellule végétative dans le thalle adulte.

Puis nous avons examiné quelques produits figurés du métabolisme, contenus dans les vacuoles des Cladophoracées.

1° L'évolution du système vacuolaire.

*1° **Développement du système vacuolaire lors de la germination.** — Dans le zoïde, il existe des vacuoles exclusivement périphériques.* Les grands zoïdes du *Cladophora rupestris* se prêtent bien à cette observation (fig. *29*, A). Lorsque le zoïde, coloré vitalement, nage en tournoyant lentement dans le champ microscopique, on voit sans peine, dans sa couche périphérique, une profusion de petites vacuoles globuleuses ou étirées, teintées de pourpre intense, tandis que le centre apparaît complètement vitreux, dépourvu de toute coloration. Des figures semblables se révèlent dans les zoïdes du *Cladophora refracta* et du *Chætomorpha ærea* (Dangeard, 1932).

Dans le zoïde, les vacuoles sont donc localisées vers la périphérie du cytoplasme, cependant que la vacuole centrale est absente.

Dans les jeunes germinations, on assiste à la confluence des vacuoles périphériques et à leur extension vers l'intérieur de la cellule.

Lorsque la plantule du *Cladophora rupestris* a 20 jours, on constate encore la présence de nombreuses vacuoles périphériques, notamment dans la portion rhizoïdale de la cellule (fig. *29*, A). Dans la partie supérieure, enflée, on constate que les vacuoles périphériques sont moins abondantes, tandis que des réservoirs vacuolaires, moins intensément colorés, ont apparu, intérieurement au plaste, constituant la première

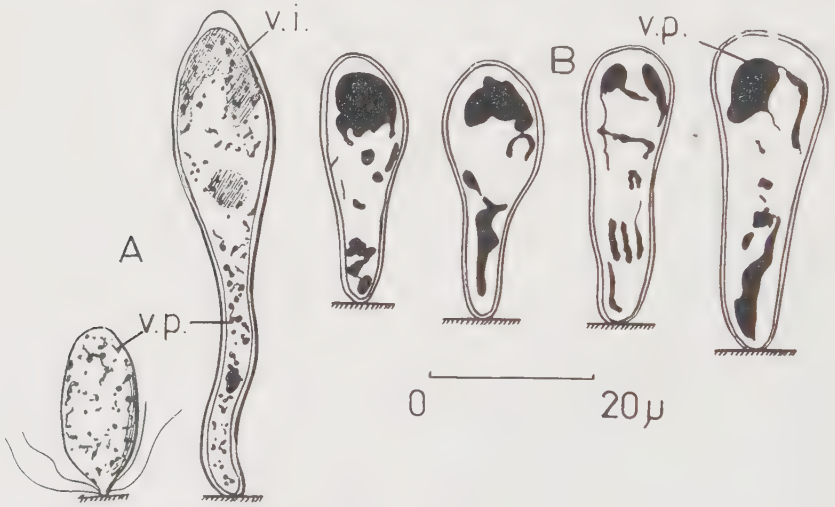


Fig. 29. — *Evolution du système vacuolaire lors de la germination.*

A. *Cladophora rupestris :* à gauche, une zoospore montrant de nombreuses vacuoles périphériques; à droite, germination âgée de 20 jours, avec, encore, de nombreuses vacuoles périphériques et le début de formation de la vacuole centrale. (Coloration vitale au rouge neutre.)

B. *Cladophora albida* v. *refracta :* plantules intensément colorées au bleu de crésyle et montrant la connexion des vacuoles périphériques avec le réservoir central.

(*v. i.*, vacuole interne; *v. p.*, vacuole périphérique.)

ébauche de la vacuole centrale. Si l'on pousse la coloration à fond, on s'aperçoit que les vacuoles pariétales communiquent avec les réservoirs intérieurs, comme nous pouvons le voir sur la figure *29*, B, relative à une jeune germination du *Cladophora albida* v. *refracta* où cette évolution est analogue.

Ces observations laissent fortement suggérer que *la vacuole centrale, absente dans le zoïde, dérive de petites vacuoles périphériques* au cours du développement de la plantule.

2° ***Développement du système vacuolaire dans l'appareil végétatif adulte.*** — *Au sommet d'un filament, dans les cellules jeunes riches en cytoplasme, on assiste à l'apparition des vacuoles périphériques, puis,*

FIG. 30. — *Développement du système vacuolaire dans le thalle adulte.*
(Coloration vitale au bleu de crésyle.)

1. *Spongomorpha lanosa :* coupe optique d'un filament terminal : remarquer, dans la cellule apicale, la vacuole centrale, d'aspect réticulé, en voie de confluer, et quelques vacuoles périphériques situées dans une couche cytoplasmique dense appliquée contre la paroi membranaire. Noter la confluence complète de la vacuole centrale dans la troisième cellule à partir du sommet, la diminution de la masse cytoplasmique pariétale et la disparition des vacuoles périphériques (plaste non figuré).
2. *Spongomorpha lanosa :* vue superficielle d'un filament terminal montrant les vacuoles centrales et les vacuoles périphériques situées extérieurement au manchon plastidial troué. Noter la division de la vacuole centrale dans la cellule subapicale, en rapport avec une future division cellulaire, et l'apparition concomitante de vacuoles périphériques.
3. *Acrosiphonia spinescens :* coupe optique d'une cellule apicale montrant la coexistence d'une vacuole centrale, des vacuoles périphériques et d'une épaisse couche cytoplasmique pariétale.
4. *Codiolum petrocelidis :* vue superficielle. Remarquer la vacuole centrale et les vacuoles périphériques extérieures au plaste, les nombreux globules lipidiques dans le cytoplasme extérieur à la vacuole centrale.
5. *Cladophora albida* var. *refracta :* portion d'un article intercalaire; vue superficielle. Noter de nombreuses vacuoles périphériques (partie supérieure de l'article); partie inférieure en coupe optique : vacuole centrale d'aspect réticulé (appareil plastidial non figuré).
6. *Cladophora crystallina :* article intercalaire, riche en cytoplasme, contenant de nombreuses enclaves vacuolaires périphériques et un réservoir vacuolaire central.

(*v. p.*, vacuole périphérique; *v. c.*, vacuole centrale; *c. m.*, corpuscules métachromatiques.)

au cours de la différenciation cellulaire, à leur disparition progressive. Ceci est illustré par le *Spongomorpha lanosa* (fig. *30*, 1 et 2).

Dans la cellule apicale du *Spongomorpha lanosa* à contenu très dense, nous avons constaté l'existence d'une vacuole centrale de forme plus ou moins réticulaire, à suc colloïdal concentré tandis que la couche cytoplasmique pariétale renferme des vacuoles sphériques, situées à l'extérieur du manchon plastidial. Les vacuoles externes sont surtout localisées dans la portion supérieure de la cellule, où le cytoplasme est particulièrement dense.

Dans la cellule subapicale, la vacuole centrale réticulée a largement grossi, pour former un réservoir presque continu, cependant que ces vacuoles externes persistent dans la couche cytoplasmique pariétale. En même temps, la vacuole centrale est devenue beaucoup plus aqueuse, se colorant en rose par le bleu de crésyle.

Enfin, dans une troisième cellule à partir du sommet, on n'observe aucune trace de vacuoles périphériques, alors que la vacuole centrale occupe maintenant la majeure partie du territoire cellulaire.

Ce phénomène est identique pour l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *30*, 3) où les vacuoles externes s'observent néanmoins plus rarement. Elles sont relativement plus nombreuses dans le sporophyte unicellulaire où le cytoplasme est toujours très dense (fig. *30*, 4).

Conformément au résultat précédent relatif à la formation de la vacuole centrale à partir des vacuoles périphériques, il apparaît tout à fait logique, dans le cas présent, d'attribuer la disparition des vacuoles externes, lors de la différenciation cellulaire, à leur confluence avec la vacuole centrale. Les vacuoles externes semblent, dans ce cas, naître dans la couche cytoplasmique pariétale, pour ensuite se déverser dans la vacuole centrale. Nous verrons ultérieurement que le comportement de la vacuole, lors de la bipartition cellulaire, confirme cette constatation.

Dans les cellules intercalaires du thalle, les vacuoles périphériques se rencontrent également dans des cellules jeunes en croissance active.

Dans les deux cas où nous avons noté la présence de vacuoles périphériques, dans les articles intercalaires, chez le *Cladophora crystallina* et le *Cladophora albida*, var. *refracta* (fig. *30*, 5 et 6), l'article est inhabituellement riche en cytoplasme et présente une vacuole centrale incomplètement développée, test d'activité physiologique intense. D'ailleurs, on constate que les vacuoles pariétales n'intéressent pas uniformément tous les articles, mais seulement quelques-uns, sans répartition déterminée.

Chez les deux espèces, les vacuoles pariétales, situées extérieurement au plaste, se présentent sous forme ponctuée, globuleuse, filamenteuse, ou irrégulièrement étirée; on est frappé par leur grande abondance. Quant à la vacuole interne, elle est chez le *Cladophora albida* var. *refracta* nettement d'aspect réticulé, tandis que chez le *Cladophora crystallina* elle est plus continue, sans toutefois occuper, comme d'habi-

tude, l'ensemble du territoire cellulaire. Un phénomène bien analogue a été signalé chez un *Cladophora* par P. DANGEARD (1932).

De plus, dans ces deux espèces étudiées par nous, nous n'avons observé aucun lien entre les deux catégories de vacuoles; mais tout laisse à penser qu'il existe et qu'il s'accomplira au cours de la différenciation ultérieure de la cellule, car dans un autre cas analogue, celui du *Spongomorpha lanosa* (photo 4, pl. V) nous avons réussi, en poussant la coloration à fond, à mettre en évidence de fins canalicules qui réunissent très visiblement les vacuoles périphériques à la vacuole centrale.

Conclusion. — Les vacuoles périphériques ne semblent pas correspondre à des vacuoles spécialisées, mais simplement à un stade déterminé dans la genèse du système vacuolaire de la cellule. Dans les jeunes plantules, ces vacuoles donnent naissance à la vacuole centrale et, dans le thalle adulte, on les voit apparaître dans les cellules jeunes, aussi bien terminales qu'intercalaires; tout porte à croire qu'elles sont destinées à se fusionner avec la vacuole centrale. Ce fait suggérerait fortement que l'origine du système vacuolaire chez ces Algues se situe à la périphérie de la couche cytoplasmique pariétale. Cette interprétation est à rapprocher de la conception actuelle de BUVAT (1958), sur l'origine des vacuoles, à partir du réticulum endoplasmique.

2° Etude de quelques inclusions vacuolaires.

Parmi les constituants, certainement très complexes, que renferme le suc vacuolaire, on rencontre chez les Cladophoracées des précipités colloïdaux, mis en évidence par l'action du colorant vital, des corps cristalloïdes, des cristaux protéiques et des composés phénoliques.

1° Les endochromidies. — Outre la métachromasie que manifeste le suc vacuolaire après la coloration vitale grâce au pouvoir d'adsorption des colloïdes métachromatiques, ces derniers sont susceptibles de présenter des floculations d'aspects divers, auxquelles P. A. DANGEARD a donné le nom global d'*endochromidies*.

Chez les Cladophoracées, nous avons pu distinguer entre deux sortes d'*endochromidies* :

A. — LES ENDOCHROMIDIES GLOBULEUSES ou corpuscules métachromatiques de GUILLIERMOND. Nous les avons rencontrées, souvent en grande quantité, dans les vacuoles chez le *Lola implexa*, le *Spongomorpha lanosa* et, surtout, chez le *Rhizoclonium riparium*, notamment dans les rhizoïdes latéraux (fig. *31*, 7). Toutefois, nous avons noté que leur présence n'est nullement constante d'une cellule à l'autre, ce qui permet de suggérer que leur existence est liée à un état physico-chimique particulier de la cellule.

Dans tous les cas, les corpuscules étudiés, intensément colorés en violet foncé par le bleu de crésyle, n'apparaissent qu'à la suite de la coloration uniforme du suc vacuolaire. Au début, ils sont fortement animés de mouvements browniens. Au cours de leur agitation, ils sont susceptibles de confluer pour former des amas globuleux. Mais ces corpuscules finissent toujours par s'immobiliser contre la paroi vacuolaire.

Chez le *Spongomorpha lanosa* nous avons constaté que la plasmolyse d'une cellule colorée vitalement provoque la floculation d'endochromidies de l'ensemble du suc vacuolaire qui se décolore complètement, et que le phénomène inverse se produit lors de la déplasmolyse. Cet essai pourrait indiquer que les colloïdes responsables de la métachromasie du suc vacuolaire sont de même nature que ceux responsables des floculations en endochromidies. Il en résulterait que les vacuoles *riches* en colloïdes métachromatiques soient les seules à présenter *normalement* des figures d'endochromidies. L'inconstance de ces dernières dans les cellules s'expliquerait par la teneur variable des vacuoles en colloïdes métachromatiques.

B. — Les endochromidies en oursins et en faisceaux d'aiguilles cristallines. — Des figures cristallines de ce type sont mises parfois en évidence sous l'action des colorants vitaux, dans les vacuoles, chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens*; mais d'une façon tout à fait aléatoire, comme dans le cas précédent. Nous ne les avons jamais rencontrées chez les autres espèces envisagées.

Les sphérocristaux peuvent être précipités indifféremment par les deux colorants vitaux utilisés.

Chez le *Spongomorpha lanosa,* nous avons noté que le bleu de crésyle peut provoquer la précipitation dans une même vacuole, colorée uniformément en bleu pâle, aussi bien de corpuscules métachromatiques que d'oursins aciculaires, colorés en violet foncé. Tous sont animés de mouvements browniens. Par l'action du rouge neutre (fig. *31,* 1), nous avons également pu observer la coexistence de grands sphérocristaux pourpres avec corpuscules métachromatiques, ceci dans une vacuole complètement incolore, cependant qu'une vacuole d'une cellule voisine, contenant exclusivement des corpuscules métachromatiques, était parfaitement bien colorée en rouge.

Des sphérocristaux analogues se rencontrent, quoique plus rarement, dans les vacuoles chez l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *31,* 2). Après leur immobilisation, ils semblent pouvoir être expulsés, dans ce cas, dans le cytoplasme environnant, car ils sont visiblement localisés à l'extérieur du manchon plastidial dans la couche cytoplasmique pariétale. D'ailleurs, L. Plantefol (1933) a démontré que des figures cristallines de ce genre peuvent effectivement se situer hors de la vacuole, dans le cytoplasme des grains de pollen de *Prunus.*

De plus, nous avons pu détecter l'existence de faisceaux d'aiguilles dans la vacuole chez l'*Acrosiphonia spinescens* (fig. *31,* 3), rappe-

lant beaucoup ceux décrits et figurés par Chadefaud (1935) dans l'*Enteromorpha intestinalis* et l'*Ulva lactuca*, et observés dans beaucoup d'Algues renfermant des iodures (Mangenot, 1928; P. Dangeard, 1957). Toutefois, la recherche des iodures par la microchimie (HCl dilué et NO_3Na mis en présence d'empois d'amidon) n'a pas permis d'en déceler.

2° Calculs et baguettes endovacuolaires. — Parfois, les vacuoles périphériques du *Spongomorpha lanosa* renferment de petits calculs incolores et réfringents qui apparaissent avec beaucoup de netteté sur un fond bleu foncé après coloration vitale au bleu de crésyle.

Chaque vacuole peut en renfermer un seul ou une profusion de petite taille (fig. *31*, 5). Ces calculs sont animés de mouvements browniens très rapides. Mais, d'autre part, on constate que chaque cellule en contient une faible quantité qui, chose curieuse, est localisée à ses extrémités. Ces calculs ne sont pas sans rappeler les cristaux de gypse, bien connus chez certaines Conjuguées (paillettes scintillantes de L. Lapicque).

Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, dans la grande vacuole centrale, les extrémités de la cellule renferment parfois des calculs incolores d'aspect analogue (fig. *31*, 6). Nous en avons décelé dans du matériel fixé à l'eau de mer formolée. Ils ne se colorent pas au rouge de ruthénium et ne semblent donc pas de nature glucidique, comme paraît l'être le sable vacuolaire chez le *Cosmarium* et l'*Œdogonium* (Chadefaud, 1935).

Enfin, dans les cellules âgées du *Spongomorpha lanosa*, on voit parfois apparaître chez les individus en culture, dans la vacuole centrale, de longues baguettes incolores, soit isolées, soit en mâcles cruciformes (fig. *31*, 4 et 4'). Ces baguettes ne prennent pas le colorant vital, mais peuvent voisiner, dans une vacuole légèrement teintée, avec des sphérocristaux violet foncé. Ces inclusions ne semblent pas de nature glucidique, car le réactif de P. A. S. et celui de Lugol sont négatifs. Par contre, les acides forts, même dilués (H_2SO_4, HNO_3, HCl), ainsi que les solutions alcalines, les dissolvent instantanément. L'acide acétique et l'ammoniaque n'ont aucun effet, de même que l'eau. Leur nature apparaît donc énigmatique. On peut toutefois noter que ces enclaves réagissent de la même façon aux dissolvants que le sable vacuolaire, probablement de nature organique, chez l'*Œdogonium*. Par contre, leur aspect présente certaine analogie avec les masses cristallines qui, selon Chadefaud (1935), apparaissent et peuvent même remplacer dans les cellules mortes de l'*Enteromorpha intestinalis* des inclusions particulières, les sphéroïdes vacuolaires, que nous n'avons jamais pu observer chez le *Spongomorpha lanosa*.

3° Cristaux protéiques. — Les vacuoles centrales, chez certaines espèces de *Cladophora (C. rupestris, C. pellucida, C. prolifera)*, contiennent toujours en grande abondance des cristaux protéiques, décou-

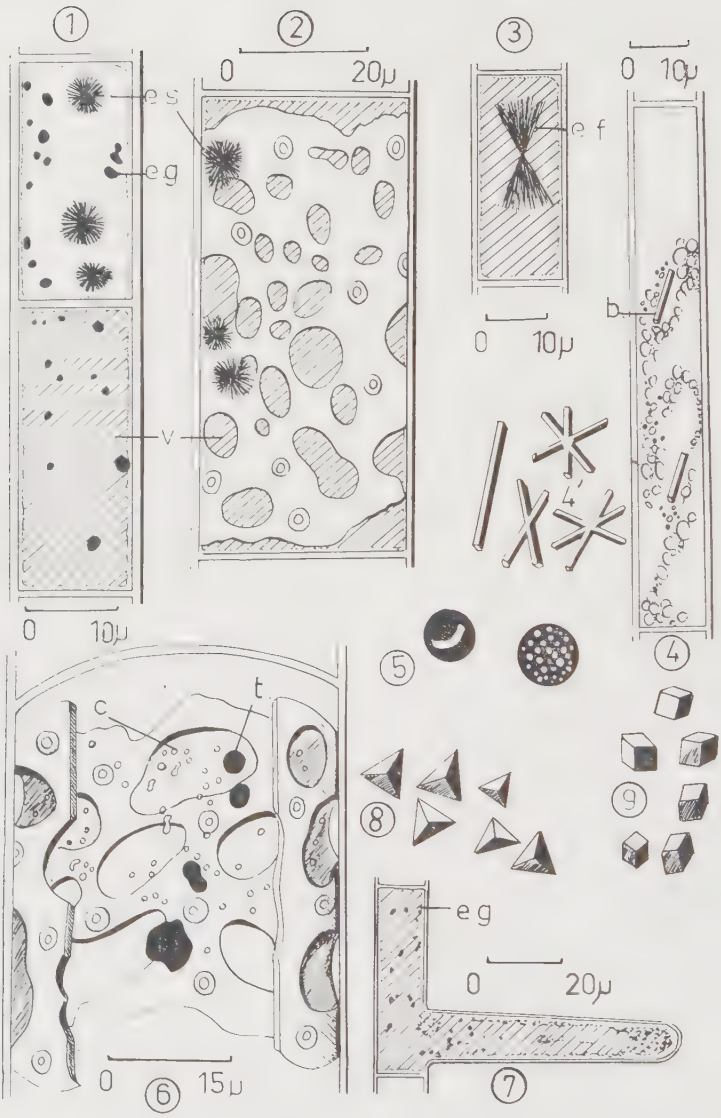


FIG. 31. — *Quelques inclusions vacuolaires.*

1. *Spongomorpha lanosa :* coupe optique de deux cellules intercalaires.
Cellule supérieure : coexistence d'endochromidies globuleuses (corpuscules métachromatiques) et de sphérocristaux dans un suc vacuolaire complètement incolore.
Cellule inférieure : corpuscules métachromatiques dans une vacuole centrale à suc coloré.
(Plaste non figuré.) (Coloration vitale au rouge neutre.)

2. *Acrosiphonia spinescens :* cellule intercalaire : grande vacuole centrale et sphérocristaux situés extérieurement au manchon plastidial perforé. (Coloration vitale au rouge neutre.)

3. *Acrosiphonia spinescens :* cellule intercalaire d'un ramule, en coupe optique : dans le suc vacuolaire du réservoir central, remarquer un précipité en faisceau d'aiguilles; abstraction faite du plaste. (Coloration vitale au bleu de crésyle.)

verts chez ces Algues par Klein (1882), puis soigneusement étudiés par Chemin (1931).

Ces cristaux sont parfaitement visibles directement sur le vivant, comme nous avons pu nous en rendre compte chez les deux premières espèces citées. Ils sont incolores, de taille variable, et de forme cubique *(C. rupestris)* (fig. *31*, 9) ou régulièrement tétraédrique *(C. pellucida)* (fig. *31*, 8, et photo 2, pl. V). De plus, leur répartition dans le suc vacuolaire est quelconque.

La nature protéique de ces cristaux ne fait pas de doute : les réactions, xanthoprotéique, de biuret, de Millon, sont positives. Ces observations concordent avec celles faites par Chemin.

De plus, nous avons noté que, malgré la forte basophilie de ces cristaux, ils ne semblent pas présenter des affinités avec les nucléoprotéines. En effet, le test de Brachet, à la ribonucléase, appliqué sur des cristaux isolés, n'a jamais révélé la présence de l'A. R. N. De même, la coloration selon la méthode de Feulgen les laisse complètement incolores, indiquant l'absence d'A. D. N.

Au microscope polarisant, entre nicols croisés, ces corps ne montrent aucune biréfringence, ce qui les rapproche des cristaux protéiques des Algues rouges (Feldmann-Mazoyer, 1940).

Le rôle physiologique de ces cristaux est encore énigmatique. Il est cependant probable qu'ils ne correspondent pas à un produit d'excrétion, mais plutôt à un excès de produit de métabolisme, pouvant servir de matière de réserve. En effet, dans les germinations de *C. pellucida* et de *C. rupestris*, nous avons constaté leur absence totale. Ils ne se rencontrent que dans les articles du thalle adulte. Lors de la zoïdogenèse, nous avons aussi remarqué que ces cristaux disparaissent *partiellement*, ce qui permet de supposer qu'ils pourraient être utilisés lors de la formation des spores.

---

4. *Spongomorpha lanosa* (individu en culture) : cellule âgée intercalaire montrant des baguettes endovacuolaires. (Observation vitale.)

4′. *Spongomorpha lanosa :* divers aspects de baguettes endovacuolaires prismatiques.

5. *Spongomorpha lanosa :* deux vacuoles périphériques isolées renfermant des calculs. (Observation vitale, coloration au bleu de crésyle.)

6. *Acrosiphonia spinescens :* portion supérieure d'une cellule intercalaire (dont le manchon plastidial est supposé ouvert) : nombreux calculs endovacuolaires et enclaves de composés phénoliques *(t.)*. (Observation sur matériel fixé à l'eau de mer formolée à 5 %.)

7. *Rhizoclonium riparium :* vacuole dans un rhizoïde très riche en précipités métachromatiques. (Observation vitale au bleu de crésyle.)

8. *Cladophora pellucida :* quelques cristaux protéiques tétraédriques, isolés. (Observation vitale.)

9. *Cladophora rupestris :* quelques cristaux endovacuolaires protéiques cubiques, isolés. (Observation vitale.)

(*e. s.*, endochromidies en sphérocristaux ; *e. g.*, endochromidie globuleuse ; *v.*, vacuole centrale ; *e. f.*, endochromidies en faisceau d'aiguilles ; *b.*, baguettes ; *c.*, calculs endovacuolaires ; *t.*, tannins endovacuolaires.)

4° ***Composés phénoliques.*** — Comme chez beaucoup d'Algues marines, les vacuoles chez des Cladophoracées renferment des composés phénoliques que l'on peut précipiter directement par le bichromate de potassium. Le plus souvent, ils se présentent alors sous forme de fines granulations colorées en jaune fauve. Leur abondance est néanmoins très variable. Les vacuoles du genre *Lola* se sont révélées particulièrement riches en inclusions phénoliques. Dans beaucoup de cas, on constate que la solution formolée est susceptible de produire la floculation de ces composés (fig. *31*, 6) qui offrent alors l'aspect de grosses masses coagulées. Ces inclusions se rencontrent aussi bien au niveau des gamétocystes que dans les cellules végétatives.

CHAPITRE V

LE NOYAU, LES DIVISIONS NUCLÉAIRES ET LE CLOISONNEMENT

Sous ce titre, nous envisagerons la variation dans la structure cénocytique chez les Cladophoracées, puis, dans quelques cas, la mitose somatique, enfin le processus de cloisonnement.

1° La variation dans la structure cénocytique.

On sait, depuis Schmitz (1879 *a*), que la structure cénocytique passe pour un caractère fondamental de la famille des Cladophoracées.

En réalité, le nombre des noyaux dans les articles varie beaucoup dans le groupe, selon le genre ou l'espèce envisagée, voire l'article considéré d'un filament d'Algue.

La cellule végétative est strictement uninucléée, dans le genre *Spongomorpha,* de même que chez le *Rhizoclonium Kochianum,* le *Codiolum petrocelidis* (photo 3, pl. IX) et le *Chlorochytrium inclusum.* Cependant, un *Codiolum* de Californie, voisin du *Codiolum petrocelidis,* renferme, selon Fan (1959), plusieurs noyaux, mais on peut penser qu'il ne s'agit plus, dans ce cas, de l'état végétatif de l'Algue.

Nous avons trouvé 4 noyaux au maximum dans les articles du *Rhizoclonium riparium* en provenance de différentes localités du littoral du Finistère (Roscoff, Terenez, Aber Benoit).

Pour définir le genre *Rhizoclonium,* le nombre des noyaux nous paraît un caractère plus constant et plus sûr que la présence ou l'absence de rhizoïdes latéraux et le diamètre des filaments, caractères utilisés par Koster (1955) dans sa révision du *Rhizoclonium.*

Cependant, selon le degré de développement, l'article peut être uni, bi ou trinucléé. En même temps, on constate que le volume de l'article s'accroît avec le nombre des noyaux. Un rapport similaire existe chez le *Rhizoclonium hieroglyphicum,* d'après Peterschilka (1924).

Dans les genres *Lola* et *Urospora,* le nombre des noyaux dans chaque article est plus élevé que dans le cas précédent, il est généralement de l'ordre de 12, il peut même en être supérieur.

Enfin, les articles dans les genres *Chætomorpha, Cladophora* et

Acrosiphonia (photo 3, pl. V) contiennent toujours une profusion de noyaux en nombre très variable. Brand (1910) a toutefois signalé, dans certains articles du thalle, un seul noyau chez le *Cladophora fracta* v. *lacustris*.

En somme, l'état plurinucléé des articles constitue un caractère assez peu constant pour l'ensemble de la famille. Si certains genres offrent nettement la structure cénocytique, d'autres sont incontestablement à articles uninucléés. Contrairement à l'opinion générale, la structure cénocytique ne forme pas un caractère commun à la famille.

2° *La structure des noyaux.* *Contribution à la connaissance de la mitose somatique* (Lola lubrica, Acrosiphonia spinescens, Spongomorpha lanosa).

Généralités. — La structure du noyau et sa division somatique ont fait l'objet de recherches très poussées chez les Cladophoracées (Nemec, 1910; T'Serclaes, 1922; Schussnig, 1923, 1930 *a*, 1931, 1939 *a*, 1944, 1953; Hartmann, 1929; Föyn, 1934; Geitler, 1936). Notre connaissance de ce sujet paraît donc relativement solide. Cependant, ces travaux n'ont envisagé que les genres *Rhizoclonium*, *Chætomorpha* et *Cladophora*.

Dans tous les cas étudiés, *la structure du noyau quiescent le rattache au type chromocentrique*. En outre, Schussnig a démontré, dans les noyaux au repos, l'existence manifeste d'hétérochromosomes, chez certaines espèces dioïques du *Cladophora*, à cycle nucléaire haplodiplophasique. Dans la race octoploïde du *Cladophora glomerata* (2n = 96) à cycle nucléaire diplophasique, ces hétérochromosomes, selon ce même auteur, sont au nombre de 4, chacun étant en rapport topographique et fonctionnel évident avec un nucléole. D'après Geitler, le noyau diploïde possède deux fois plus de nucléoles que le noyau haploïde, ce qui offre, selon Schussnig, un indice très sûr de la ploïdie de l'espèce.

La mitose somatique est du type classique, caractérisée par l'absence de centrosomes exprimés. Comme particularité, on note toutefois que les chromosomes peuvent en métaphase, dans la race triploïde du *Cladophora glomerata*, s'apparier par trois. En général, les chromosomes, de dimensions variables dans le noyau, sont plus petits dans les espèces haploïdes que dans les espèces diploïdes (Schussnig, l. c.). De plus, on remarque que le point d'insertion des chromosomes sur le fuseau achromatique est orienté vers l'intérieur du noyau; de même, l'existence de SAT-chromosomes a été signalée chez le *Rhizoclonium* (Geitler, l. c.). Une particularité est aussi offerte, dans quelques cas, par la persistance du nucléole durant la mitose, à la fin de laquelle il subit un étranglement en son milieu (*Cladophora alpina*, *Cladophora Suhriana*).

Le nombre chromosomique est constant pour chaque espèce. La majorité des espèces possède n = 12 ou 24 chromosomes. En outre, on a révélé l'existence de races polyploïdes ou allopolyploïdes.

Aucune observation caryologique n'avait été faite sur les genres *Lola, Acrosiphonia* et *Spongomorpha*. Nous avons donc essayé de combler partiellement cette lacune, et tout particulièrement en ce qui concerne le nombre chromosomique chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*, point indispensable à la compréhension du cycle évolutif qui sera étudié ultérieurement.

1° **Le cycle mitotique chez le Lola lubrica** (fig. *32*). — Le *Lola lubrica*, maintenu en culture au laboratoire à Paris, à 23° C, a fourni de belles préparations caryologiques, après fixation à intervalles régu-

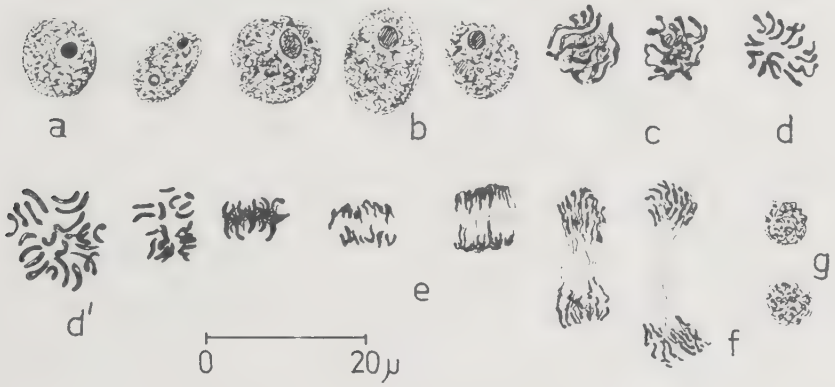


Fig. 32. — *Quelques stades de mitose chez le* Lola lubrica.

a, noyau quiescent; *b*, phase préparatoire à la prophase; *c*, stades spiralés de prophase; *d-d'*, métaphase; *e*, anaphase; *f*, début de télophase; *g*, fin de télophase. (Hématoxyline ferrique de Regaud.)

liers, de l'aube à minuit, puis coloration selon les méthodes classiques, à l'hématoxyline, ou au réactif de Feulgen.

En interphase, le noyau chez cette espèce se présente sous forme sphérique ou oblongue, de taille relativement grande (de l'ordre de 7 µ de diamètre). Chaque noyau renferme soit un gros nucléole, soit deux petits, dont l'un apparaît alors moins chromophile. Dans la caryolymphe, on distingue de fines granulations de chromatine qui manifestent la structure chromocentrique de ce noyau.

L'*activité mitotique* se déroule dans un synchronisme presque absolu pour tous les noyaux d'un même article.

La *prophase* débute par l'accroissement du volume nucléaire, puis par l'individualisation des chromosomes, qui passent par un stade spiralé, pour ensuite subir le clivage. Au cours de cette phase, on constate la disparition des nucléoles et de la membrane nucléaire.

En *métaphase*, on retrouve, sur la plaque équatoriale, les chromo-

somes parfaitement fissurés. Certains sont longs, situés de préférence à la périphérie de la plaque, d'autres courts; ils sont généralement courbés. L'énumération chromosomique révèle un nombre voisin de 20 et les chromosomes apparaissent homologues, fait indiquant un stock chromosomique diploïde.

L'ascension polaire *anaphasique* s'effectue par un fuseau achromatique, selon le processus normal, tandis qu'au cours de la *télophase* on remarque le rapprochement des noyaux-fils. En aucun moment ne se décèle l'existence de centrosomes, et nous n'avons pas pu trouver de chromosomes à satellites.

Chez le *Lola* (*Chætomorpha*) *implexa*, qui ne diffère guère de l'espèce précédente que par sa station purement marine, nous avons retrouvé une structure des noyaux identique, une mitose analogue et un nombre chromosomique voisin. Toutefois, le noyau quiescent contient, chez cette espèce, soit un gros nucléole, soit trois petits.

La mitose somatique, chez le *Lola*, présente donc toutes les caractéristiques de la caryocinèse classique. A plusieurs points de vue, elle rappelle la mitose chez le *Rhizoclonium* (Geitler, 1936).

2° *Le cycle mitotique chez l'***Acrosiphonia spinescens** (fig. *33*, 1). — L'analyse caryologique, chez cette espèce, est rendue très difficile par la petitesse des noyaux qui ne mesurent qu'environ 3 μ de diamètre. Cependant, le repérage des noyaux en activité mitotique est facilité du fait que les divisions nucléaires ne se produisent qu'au moment du cloisonnement cellulaire, comme nous le préciserons plus loin.

Le *noyau au repos* (fig. *33*, 1 *a*) offre nettement une structure chromocentrique; il possède un seul nucléole de petite taille mais, exceptionnellement, il peut voisiner dans la même cellule avec des noyaux à deux nucléoles.

Selon la règle (fig. *33*, 1 *b*), le début de la *mitose végétative* se matérialise par l'augmentation du volume du noyau. On voit s'organiser la chromatine en longs filaments spiralés, tandis que le nucléole persiste encore. En *prophase* tardive, les chromosomes, apparemment non fissurés, sont devenus plus massifs et le nucléole a disparu; on décèle alors : trois chromosomes longs, un moyen et un petit, au total 5 chromosomes. Quant à la *plaque équatoriale*, elle ne s'observe que de profil, car toujours orientée perpendiculairement à la surface du filament, comme nous le verrons plus loin. Lors de l'*anaphase*, on voit l'ascension des deux paquets de chromosomes compacts, par un fuseau achromatique très net. Aucun indice de centrosome n'est décelable.

Chez cette espèce, on peut donc conclure à l'existence d'une mitose somatique véritable, rappelant parfaitement les données classiques.

3° *Le cycle mitotique chez le* **Spongomorpha lanosa** (fig. *33*, 2). — L'étude de la mitose végétative, chez cette espèce, a été sérieusement entravée par le manque de matériel suffisamment abondant. Ceci est d'autant plus regrettable que la dimension relativement grande du

noyau (diamètre d'environ 5 μ) rendait cette étude a priori facile.

Malgré cet inconvénient les quelques figures mitotiques obtenues ont permis d'établir le nombre chromosomique approximatif, pour cette espèce, et de conclure à une mitose normale, comme dans les cas précédents.

Le *noyau quiescent* se rattache incontestablement au type chromocentrique. Il ne renferme jamais plus qu'un seul nucléole, assez volumineux. Avant de se diviser, il quitte sa position pariétale pour se disposer axialement.

Au commencement de la *mitose* (fig. *33*, 2 *b*), on assiste encore à un gonflement du noyau et du nucléole. Ceci s'observe d'une façon presque

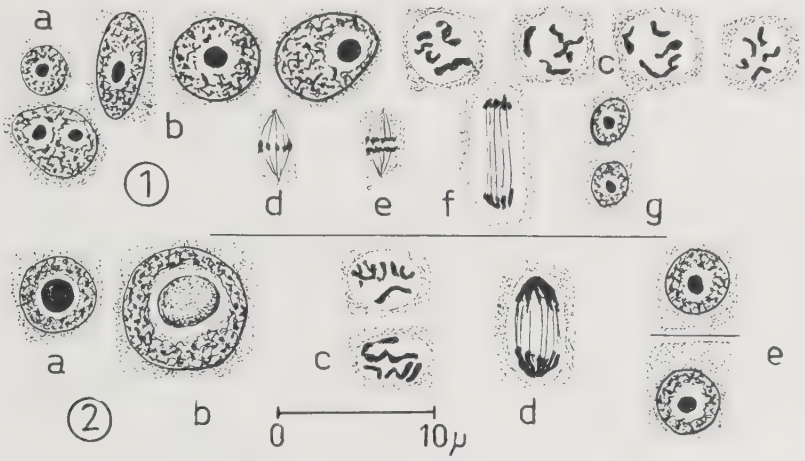


Fig. 33. — *Quelques stades de mitose.*

1. *Acrosiphonia spinescens*. *a*, noyaux quiescents; *b*, phase préparatoire à la prophase; *c*, prophase tardive (nombre chromosomique : 5); *d*, métaphase vue de profil; *e*, début d'anaphase; *f*, fin d'anaphase; *g*, fin de télophase.
2. *Spongomorpha lanosa*. *a*, noyau quiescent; *b*, phase préparatoire à la prophase; *c*, prophase tardive (nombre chromosomique voisin de 6); *d*, fin d'anaphase; *e*, fin de télophase. (Hématoxyline ferrique de Regaud.)

permanente dans la cellule apicale. En même temps, on constate une perte de la basophilie du noyau. Tard au cours de la *prophase*, on note l'absence du nucléole, mais la présence de chromosomes bien individualisés, non clivés. Il y en a trois qui sont longs, en forme de V, à branches inégales, un moyen et deux courts, au total 6 chromosomes. Comme dans le cas précédent, la *plaque équatoriale* se dispose perpendiculairement à la surface du filament et n'apparaît que de profil dans du matériel étudié *in toto*. L'ascension polaire semble se dérouler normalement par un fuseau achromatique dont l'axe est légèrement incliné par rapport au grand axe de la cellule.

Ces observations se complètent par l'étude de la gamétogenèse qui, comme nous le verrons plus loin, est accompagnée de mitoses.

En résumé, les observations caryologiques menées chez les espèces précitées montrent, dans tous les cas :

— *l'existence de noyaux chromocentriques qui se divisent selon le schéma ordinaire.*

On note en particulier, *au cours de la mitose* (contrairement à quelques cas pour des *Cladophora*), *l'absence de centrosomes* et le nombre chromosomique réduit de l' *Acrosiphonia spinescens* et du *Spongomorpha lanosa*.

3° La mitose somatique et le cloisonnement.

Depuis que Hugo von Mohl découvrit, en 1835, le phénomène de la division cellulaire chez les êtres vivants en observant un filament de *Cladophora glomerata*, on admet généralement que le processus de cloisonnement, chez toutes les Algues à articles plurinucléés, se déroule indépendamment de celui des divisions nucléaires. Strasburger (1880), en précisant ce mécanisme chez diverses espèces de *Cladophora*, a insisté sur cette particularité de la cellule cénocytique.

Cependant, Wille avait signalé, dans une communication orale à la Société biologique de Christiania, en 1899, un curieux phénomène de migration nucléaire, lors du cloisonnement cellulaire chez l'*Acrosiphonia hamulosa*, laissant suggérer un rapport entre la division cellulaire et les divisions nucléaires chez cette espèce.

En reprenant ce problème chez l'*Acrosiphonia spinescens*, nous avons pu faire savoir qu'il s'agit là, en effet, d'un nouveau mode de division de la cellule plurinucléée (S. Jónsson, 1960).

Nous allons comparer les deux modes de cloisonnement ainsi dégagés, chez les Cladophoracées.

1° Mode de cloisonnement sans rapport avec les divisions nucléaires. — C'est le type classique observé chez le *Cladophora*. Dans ce cas, le cloisonnement apparaît comme un phénomène à retardement par rapport aux divisions nucléaires. Ceci ressort clairement, tant au cours de l'édification de l'appareil végétatif initialement uninucléé lors de l'acquisition de la structure cénocytique, que dans le thalle adulte au cours des divisions nucléaires.

a) *Chez le Cladophora rupestris*, le stade monosiphoné et uninucléé dure au moins 23 jours. A partir de ce moment, on observe la première division mitotique du noyau. Celle-ci n'est cependant pas accompagnée de cloisonnement transversal du siphon. Ce n'est qu'au bout de quelques jours, après une existence binucléée, accompagnée de l'accroissement du volume du siphon initial, que ce dernier se cloisonne. Dès lors, dans chaque article, la multiplication des noyaux s'accé-

lère rapidement sans qu'il y ait cloisonnement simultanément. Les articles acquièrent ainsi rapidement la structure cénocytique, cependant que le retard des cloisonnements s'accentue de plus en plus.

Ces deux phénomènes sont nettement décalés, la première division

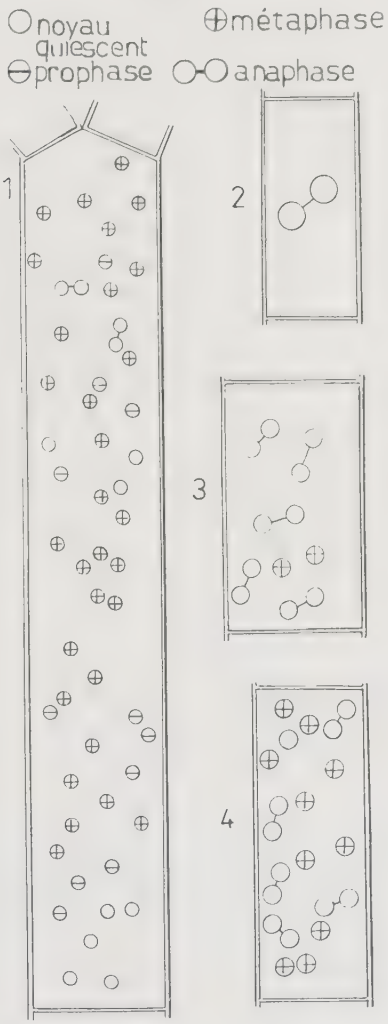


Fig. 34.

Relevé topographique de la mitose montrant l'absence de cloisonnement transversal au moment de la division nucléaire.

1. *Cladophora albida :* noter un léger asynchronisme entre les divisions nucléaires dans le haut et le bas de l'article.

2. *Rhizoclonium kochianum :* noyau unique de l'article en voie de division.

3. *Lola lubrica :* synchronisme presque absolu des divisions nucléaires.

4. *Lola implexa :* synchronisme presque absolu des divisions nulcéaires.

nucléaire précédant largement le premier cloisonnement. On ne peut voir aucun rapport morphologique entre les deux phénomènes :

Dans le thalle adulte, nous retrouvons le même phénomène de décalage. Si l'on fait un relevé mitotique (fig. *34*), on constate que les divisions nucléaires dans un article déterminé sont presque synchrones. Il faut remarquer toutefois, chez le *Cladophora albida,* un certain asynchronisme entre les divisions des noyaux situés dans la partie supérieure de l'article et ceux situés dans la partie inférieure. Mais en aucun cas, les divisions nucléaires ne sont suivies immédiate-

ment de cloisonnement, même dans les articles uninucléés du *Rhizoclonium Kochianum* (fig. *34*, 2).

L'indépendance entre les deux phénomènes est donc manifeste également dans le thalle adulte. Le cloisonnement ne s'opère qu'ultérieurement, après la multiplication des noyaux qui n'offrent aucun lien morphologique avec ce processus. Le rapport entre le nombre des noyaux par article et le déclenchement du cloisonnement semble même peu décisif, comme nous le confirme la variation numérique des noyaux dans les articles.

b) *Lors du cloisonnement de l'article,* les noyaux sont toujours au repos, ils n'effectuent aucun déplacement vers la zone de future cloi-

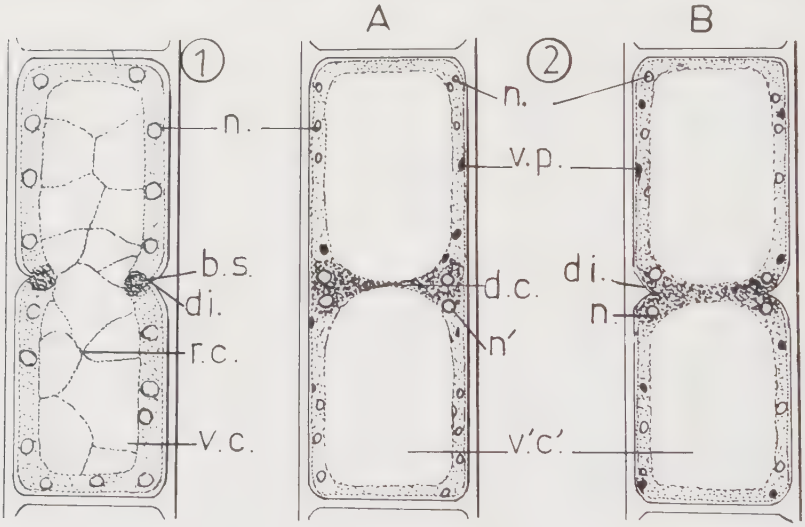


Fig. 35. — *Schéma comparatif de deux types de mécanismes de la cytodiérèse de la cellule cénocytique.*

1 : *Cladophora;* 2 : *Acrosiphonia* A et B.

(*n.*, noyau quiescent; *n'.*, noyau en division; *b. s.*, bourrelet septogène; *r. c.*, réseau cytoplasmique transvacuolaire; *v. c.*, *v'. c'.*, vacuole centrale; *v. p.*, vacuole périphérique; *d. c.*, disque cytoplasmique; *di.*, diaphragme.)

son (fig. *35*, 1). Le mécanisme d'élaboration de celle-ci, bien connu grâce aux travaux classiques de Strasburger (1880) et confirmé assez récemment par Lanz (1940), se fait aux dépens d'un bourrelet annulaire cytoplasmique alimenté par un courant cytoplasmique continu. Le bourrelet septogène commence par s'appliquer contre la paroi celluloso-pectique, puis élabore la première ébauche de la cloison transversale qui se soude à la paroi préexistante. Le bourrelet septogène progresse vers l'intérieur de l'article en laissant dans son sillon la nouvelle cloison qui s'accroît de plus en plus et finit par se fermer comme un diaphragme, tandis que le bourrelet disparaît. Au cours de ce processus, le contenu de l'article subit par son milieu un étrangle-

ment concomitant (photo 4, pl. I). Après coloration vitale, on constate que la vacuole centrale se divise très tardivement; on n'a pas vu, non plus, des vacuoles externes.

En conclusion, le cloisonnement, dans ce cas, s'opérant sans rapport avec les divisions nucléaires, se caractérise par la formation d'un diaphragme centripète élaboré aux dépens d'un bourrelet annulaire septogène, de nature cytoplasmique.

2° ***Mode de cloisonnement en rapport évident avec les divisions nucléaires.*** — Ce type de cytodiérèse est très répandu chez les Algues composées de cellules véritables, munie chacune d'un seul noyau, comme par exemple les *Spirogyres* où le type de cloisonnement a fait l'objet d'études particulières (Conard, 1939). Dans ce cas, le *cloisonnement succède de très près à la division nucléaire.* Comme chez le type précédent, la jeune cloison s'élabore cependant par un bourrelet septogène, en forme de diaphragme et non pas aux dépens d'un phragmoplaste, comme c'est le cas pour toutes les cellules uninucléées, chez les Végétaux supérieurs.

Nous avons trouvé que ce type de cloisonnement intéresse non seulement la cellule uninucléée du *Spongomorpha lanosa,* mais également les cellules cénocytiques de l'*Acrosiphonia spinescens,* ce qui était beaucoup plus inattendu.

Lors de la *prophase* du noyau unique de la cellule, chez le *Spongomorpha lanosa,* on constate la présence d'une forte condensation annulaire du cytoplasme autour du noyau, et on décèle déjà la première ébauche du diaphragme transversal au niveau de la paroi extérieure (fig. *36,* 2). Lorsque le noyau est en anaphase, le diaphragme a presque regagné vers l'intérieur le fuseau achromatique (fig. *36,* 2 B), et il est complètement fermé quand le noyau vient d'achever sa division (fig. *36,* 2 D).

Dans ce cas, la division cellulaire succède donc de très près à la division nucléaire. Nous ne manquons pas de remarquer que ce mode de cloisonnement est fondamentalement différent de celui que nous avons rencontré dans les articles pourtant uninucléés du *Rhizoclonium Kochianum.*

Chez l'*Acrosiphonia spinescens,* à cellules plurinucléées, ce processus est en principe analogue. On peut le suivre de la façon la plus démonstrative dans les cellules intercalaires du thalle, où il est permis de distinguer entre trois phases majeures :

A. — Formation d'un bourrelet cytoplasmique et migration d'une partie des noyaux quiescents. — Le premier indice de la division cellulaire se signale par l'apparition, à la face interne du cytoplasme, d'un anneau mince incolore, animé sur le vivant de mouvements ondulatoires. On remarque en même temps, des deux côtés de l'anneau, l'existence de courants cytoplasmiques convergents qui transforment la zone annulaire en bourrelet cytoplasmique. Après colora-

tion, on constate que celui-ci est d'aspect granuleux et très basophile (hématoxyline ferrique). Si, par contre, on colore vitalement la cellule, à ce moment, avec du bleu de crésyle (fig. *36*, 1 A), on note que la grande vacuole centrale s'est déjà divisée en deux, ce qui indique que le bourrelet cytoplasmique forme, en effet, un disque cytoplasmique transversal, occupant l'espace laissé entre les deux compartiments vacuolaires. On décèle en outre, à la périphérie de ce disque, de petites vacuoles pariétales à suc colloïdal concentré, colorées en violet. Ces vacuoles sont à rapprocher des granules (vacuoles) mis en évidence par la coloration vitale, dans le phragmoplaste des poils staminaux du *Tradescantia* (Becker, 1932, 1938), puis retrouvés par la microscopie électronique, lors de la cytodiérèse de certaines cellules végétales, et considérés comme des vacuoles pectiques (Buvat et Puissant, 1958). Enfin, on remarque que le plaste forme à ce même niveau une ceinture continue, non perforée.

C'est certainement au cours de ces remaniements que les noyaux toujours quiescents, situés de part et d'autre de cette future zone de cloisonnement, se trouvent transportés vers le disque cytoplasmique ainsi formé. Ils finissent par se disposer à la périphérie de celui-ci en alignement parfait (fig. *36*, 1 B). Mais on ne voit encore aucun indice de formation du diaphragme.

B. — Divisions absolument synchrones des noyaux émigrés, tandis que les noyaux non émigrés restent au repos. — Après la mise en place des noyaux émigrés, ces derniers subissent des divisions parfaitement simultanées (fig. *36*, 1 C) alors que les noyaux restants, aux deux extrémités de la cellule, demeurent quiescents. Comme chez le *Spongomorpha lanosa*, la plaque équatoriale de chaque noyau s'oriente perpendiculairement à la surface du filament, de sorte qu'elle apparaît toujours de profil. Par contre, les fuseaux chromatiques sont diversement inclinés par rapport à l'axe longitudinal de la cellule.

Comme dans le cas précédent, on ne décèle pas encore l'ébauche du diaphragme.

C. — Formation du diaphragme et redistribution des noyaux-fils. - Lorsque les divisions nucléaires sont achevées, on assiste à l'élaboration centripète du diaphragme, accompagnée du resserrement concomitant, caractéristique du contenu cellulaire, sur une large zone de ceinture (photo 1, pl. V). En même temps, on voit un curieux phénomène de vésiculation de l'ensemble du territoire cytoplasmique superficiel, observable directement sur le vivant, et qui pourrait correspondre à une vacuolisation du cytoplasme.

Enfin, après la fermeture complète du diaphragme, la nouvelle cloison, en deux feuillets, apparaît au milieu de la masse cytoplasmique discoïde (fig. *36*, 1 D), tandis que les noyaux-fils se redistribuent dans le cytoplasme pariétal voisin. On n'observe plus alors aucune trace des vacuoles périphériques. De même, le disque cytoplasmique a disparu.

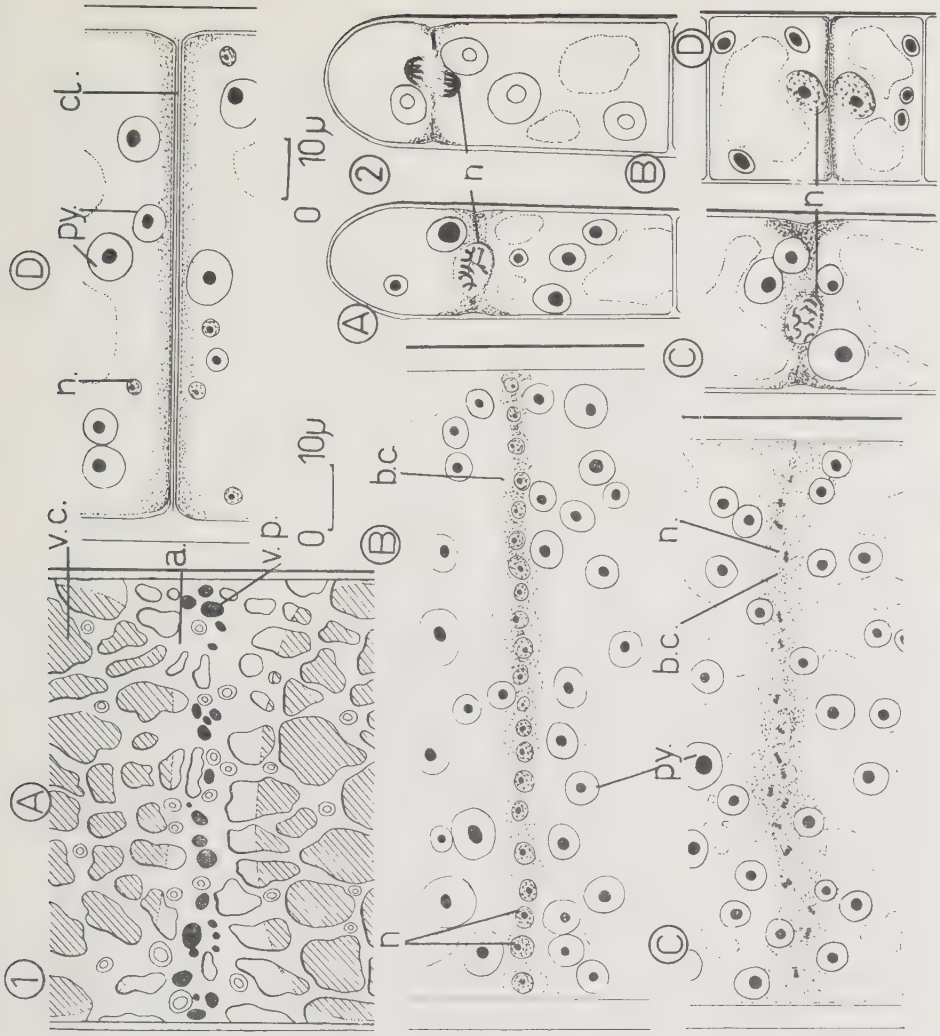


Fig. 36

Fig. 36. — *La cytodiérèse chez l'*Acrosiphonia spinescens *et le* Spongomorpha lanosa.

1. *Acrosiphonia spinescens.*

A. Vue superficielle d'une portion de cellule intercalaire, au niveau du cloisonnement : zone continue du manchon plastidial réticulé *(a.)*, vacuoles périphériques *(v. p.)* extérieures à celui-ci, grande vacuole centrale déjà divisée *(v. c.)*. (Coloration vitale au bleu de crésyle.)

B. Portion de la cellule au même niveau que A, montrant l'alignement parfait des noyaux émigrés *(n.)* dans le bourrelet cytoplasmique *(b. c.)*.

C. Portion de la cellule au niveau du futur cloisonnement : divisions conjuguées des noyaux *(n.)* situés dans le bourrelet *(b. c.)* (*py.*, pyrénoïdes).

D. Fermeture complète du diaphragme et redistribution des noyaux-fils *(n.)* des deux côtés de la cloison transversale *(cl.)* (*py.*, pyrénoïde).
(Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud : B, C, D.)

2. *Spongomorpha lanosa.*

A et B. Cellules apicales illustrant le rapport entre la division nucléaire et le cloisonnement transversal.

C et D. Même phénomène dans des cellules intercalaires (*n.* noyau).
(Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

Variations du mécanisme du cloisonnement. — Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, on rencontre parfois des cloisonnements anormaux, marqués par l'existence de cloisons, non pas rigoureusement transversales par rapport au grand axe de la cellule, mais plus ou moins obliques, voire même longitudinales, conférant au filament une sorte de structure polystique. Ces cas tératologiques pourraient s'expliquer par les perturbations subies par les migrations nucléaires, observées occasionnellement, dans certaines cellules particulièrement riches en cytoplasme.

En effet, lors du cloisonnement, dans les cellules apicales du thalle et au niveau des rameaux naissants, on constate que la migration des noyaux est beaucoup plus irrégulière que dans le cas qui vient d'être décrit. Lorsque les noyaux situés sur le disque cytoplasmique entrent en division, on observe encore, des deux côtés du disque, des noyaux retardataires. Ceux-ci subissent néanmoins aussi des divisions, mais de façon tout à fait asynchrone. Toutefois, il nous est arrivé d'observer dans les jeunes germinations, dans les cellules apicales, des divisions absolument simultanées entre les noyaux situés sur le disque cytoplasmique et les noyaux retardataires, et même entre les noyaux restants situés aux extrémités de la cellule et qui ne participent pas aux divisions dans le thalle adulte. *Ces figures fréquentes de divisions libres des noyaux dans les germinations expliquent d'ailleurs le mécanisme d'acquisition de l'état plurinucléé de la cellule chez cette espèce.* Cependant, il semble que la première division du noyau dans l'embryospore soit bien suivie d'un cloisonnement transversal, car après le premier cloisonnement on trouve, au minimum, un noyau dans chaque cellule (fig. *41*, 1 *c'* et *d*).

Il ne semble pas impossible d'attribuer les cloisonnements irréguliers à ces divers comportements de noyaux.

Nous voyons donc que la cellule uninucléée du Spongomorpha lanosa *et la cellule plurinucléée de l'*Acrosiphonia spinescens *offrent en réalité deux modalités très proches du même type de cloisonnement, caractérisé par un rapport morphologique manifeste entre la caryocinèse et la cytodiérèse*, ces deux phénomènes se succèdant de très près. Dans la cellule plurinucléée, on remarque, en outre, un curieux phénomène de migration nucléaire.

Ce mode de division cellulaire diffère beaucoup de celui observé chez les autres genres placés dans les Cladophoracées.

TROISIÈME PARTIE

MODE ET CYCLES DE REPRODUCTION

INTRODUCTION

Les premières investigations consacrées au problème de la reproduction chez les Cladophoracées ont juste permis de reconnaître l'existence d'éléments reproducteurs flagellés (Thuret, 1850). Ce n'est que plus tard que Areschoug (1874) découvre chez ces Algues la reproduction sexuée en observant la copulation chez le *Cladophora sericea* et l'*Urospora mirabilis*.

Mais pour que le problème relatif aux cycles à la fois morphologiques et cytologiques soit soulevé dans toute son ampleur, il faut attendre les importants travaux de Schussnig (1928, 1930 *a* et *b*, 1931, 1954 *a*, 1955), Hartmann (1929), Föyn (1929, 1934), List (1930), Higgins (1930, 1931), Jorde (1933) et Bliding (1935, 1936, 1957).

Dans cette partie, nous allons tout d'abord tenter une synthèse historique sur cette importante question, puis étudier le mode de formation des organes reproducteurs chez ces Algues, pour ensuite aborder le problème fondamental de ce travail, relatif à l'établissement des cycles ontogéniques chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*.

CHAPITRE PREMIER

SYNTHÈSE HISTORIQUE SUR LA CONNAISSANCE DE LA REPRODUCTION CHEZ LES CLADOPHORACÉES

1° Les éléments reproducteurs, la gamie, la sexualité.

A la suite des travaux précités, on sait que la *reproduction sexuée* avec formation d'un zygote s'effectue, dans la majorité des cas, par une *planogamie isogame ou subisogame* entre zoogamètes biflagellés isokontes et équationnels nés dans des gamétocystes non individualisés. Une planogamie anisogame très accusée existe cependant chez le *Lola lubrica* (Hamel, 1929) et chez l'*Urospora mirabilis* (Jorde, 1933); les gamètes mâles étant, dans les deux cas, incolores et beaucoup plus petits que les gamètes femelles.

La reproduction asexuée est, par contre, généralement assurée par des *zoospores réductionnelles quadriflagellées*, nées dans des sporocystes, eux aussi, non individualisés.

En principe, il y a diécie stricte, matérialisée par l'existence de chromosomes sexuels observés chez plusieurs espèces de *Cladophora : C. suhriana, C. crystallina, C. gracilis, C. utriculosa, C. glomerata* (Schussnig, 1939 *a*). Le déterminisme du sexe est génotypique; la détermination s'opère au moment de la méiose, lors de la formation des zoospores dont la moitié donne, en principe, des thalles mâles, l'autre moitié des thalles femelles (Hartmann, 1929, 1956; Föyn, 1929, 1934).

2° Les cycles ontogéniques et l'alternance cytologique de phases.

A l'aide de méthodes combinées de cultures et d'observations caryologiques, notamment ayant pour but de localiser la méiose, on est arrivé à établir, chez un certain nombre d'espèces, les cycles ontogéniques. Ceux-ci présentent deux types fondamentaux majeurs, cycle digénétique et cycle monogénétique, comme nous le montre le tableau suivant résumant à ce sujet les principaux résultats acquis :

Cycle digénétique (haplodiplophasique)		Cycle monogénétique (diplophasique)	Auteurs
Isomorphe	*Hétéromorphe*		
Rhizoclonium riparium.			Bliding (1957).
Rhizoclonium kochianum.			Bliding (1957).
Chætomorpha ærea.			Hartmann (1929). Kohler (1956).
Cladophora suhriana.			Schussnig (1930, *a* et *b*, 1931). Föyn (1934).
Cladophora albida. v. refracta.			Bliding (1936).
Cladophora gracilis.			Bliding (1936). Schussnig (1938 *b*).
Cladophora sericea.			Bliding (1935).
Cladophora utriculosa.			Schussnig (1939 *a*, 1955).
Cladophora crystallina.			Schussnig (1939 *a*, 1953).
Cladophora flavescens.			Higgins (1930, 1931).
	Urospora mirabilis.		Jorde (1933).
		Cladophora glomerata.	Schussnig (1928, 1954 *a*). List (1930).

1° Cycle digénétique isomorphe haplodiplophasique. — a) *Son aspect fondamental se caractérise par l'alternance isomorphe entre générations sporophytiques et générations gamétophytiques.*

Nous remarquons que la grande majorité des espèces envisagées, appartenant aux genres *Rhizoclonium, Chætomorpha* et *Cladophora,* se rattache à ce type de cycle évolutif. Dans ce cas, c'est le sporophyte qui produit des zoospores quadriflagellées méiotiques qui, en germant, donnent directement les gamétophytes haploïdes. Ceux-ci, dioïques, produisent, à la suite de mitoses végétatives, les gamètes biflagellés qui, après la gamie, forment des zygotes engendrant directement la génération sporophytique diploïde. Le cycle est alors bouclé.

A l'alternance morphologique de générations correspond donc, dans ce cas, l'alternance cytologique de phases.

b) *L'aspect accessoire de ce cycle fondamental est très varié.* - En effet, des complications importantes peuvent affecter le cycle fondamental, du côté de son tronçon, soit gamétophytique, soit sporophytique.

— *Du côté gamétophytique*, chez le *Cladophora suhriana*, les gamètes mâles et femelles, dont la garniture chromosomique est 6+O et 6+X (Schussnig, 1930 *a*), sont capables, par *apogamie*, de se développer parthénogénétiquement, en donnant directement des individus sporophytiques, après une « Aufregulierung der Chromosomenzahl » (Föyn, 1934). On note alors que les sporophytes parthénogénétiques ne produisent que des zoospores méiotiques *d'un seul sexe* qui est le même que celui de la plante-mère, ce qui confirme le jeu des chromosomes sexuels. D'autre part, la méiose chez les individus parthénogénétiques présente souvent des figures anormales. Un phénomène similaire existe chez le *Chætomorpha ærea*, où la régulation chromosomique pourrait se faire par *endomitose* (Köhler, 1956).

— *Du côté sporophytique*, chez le *Cladophora utriculosa*, les recherches caryologiques, tout à fait remarquables, de Schussnig (1955), ont permis de démontrer l'existence d'une apoméiose lors de la sporogenèse chez des individus pourvus d'un seul chromosome sexuel, probablement du chromosome féminisant, ce qui laisse suggérer, de notre part, qu'il s'agit d'individus d'origine parthénogénétique analogue au cas précédent. Ainsi, il se forme alors des zoospores quadriflagellées non pas haploïdes, mais diploïdes.

L'évolution de ces spores apoméiotiques n'est pas moins intéressante. Elle comporte, au cours de la première division du noyau, un phénomène nucléaire extrêmement curieux, actuellement unique chez les Algues et marqué par une tentative de récupération de la méiose manquée lors de la sporogenèse. Cette tentative est cependant toujours vouée à l'échec et la méiose ne se produit jamais. Mais au cours de ces processus, le comportement et le sort du noyau diploïde peuvent être très différents. Dans certains cas, on constate le retour du noyau au stade quiescent, après la diacinèse, suivi, mais beaucoup plus tard, au cours du développement, par la mitose somatique ordinaire et la formation d'une nouvelle génération diploïde, ce qui constitue une reproduction directe par apoméiose. Dans d'autres cas, le noyau arrive à achever sa division apoméiotique. On constate, dans ce cas, que les noyaux résultants sont susceptibles de dégénérer, ou bien de s'entourer de cytoplasme pour former deux ou trois cellules sporales, chacune étant bi, mono ou anucléée. Chaque cellule ainsi formée, même si elle est anucléée, possède un appareil cinétique (2 ou 4 flagelles), ce qui montre, en outre, l'indépendance de cet organite vis-à-vis du noyau, contrairement à l'opinion générale. Cependant, on ne sait si

les spores nucléées sont fonctionnelles, car ces observations n'ont pas été appuyées par des cultures en laboratoire.

A cette reproduction, en quelque sorte pédogénétique, se rattachent quelques observations tout à fait préliminaires, relatives à la formation des spores dans des germinations unicellulaires, chez le *Cladophora rupestris*, et signalées par Archer et Burrows (1960). De ce fait, ces auteurs ont été conduits à conclure à l'existence d'un cycle hétéromorphe chez cette espèce, avec stade codioloïde. Cette interprétation est évidemment erronée, car cette reproduction ne rentre pas en ligne de compte dans le cycle sexuel fondamental qui est parfaitement digénétique isomorphe (1).

2° ***Cycle monogénétique diplophasique.*** — Ce type de cycle ontogénique chez les Cladophoracées n'est connu que dans une seule espèce, le *Cladophora glomerata*, d'après les recherches cytologiques de Schussnig (1928, 1954 *a*) et List (1930). Durant toute l'année, excepté l'hiver, cette espèce d'eau douce se reproduit pendant plusieurs générations par des zoïdes biflagellés équationnels et diploïdes, issus d'une méiose abortive. La gamétogenèse, très sporadique, s'effectue seulement au printemps, et le zygote résultant de la fusion des gamètes isogames, et observé très rarement, se développe directement en un nouvel individu diploïde. Les générations haploïdes, morphologiquement individualisées, font donc défaut et la sexualité demeure extrêmement réduite. Ces résultats ont cependant été acceptés avec réserve par l'Ecole d'Hartmann, car l'espèce n'a jamais fait l'objet de culture expérimentale en laboratoire.

Chez d'autres espèces de *Cladophora* d'eau douce, il semble que la sexualité soit complètement supprimée, car, malgré les efforts réitérés de la part de divers auteurs, on n'a jamais pu mettre en évidence la réduction chromatique. Il n'est pas exclu qu'il en soit ainsi également pour certaines espèces marines, par exemple pour le *Cladophora glaucescens*, chez lequel on n'a jamais pu observer la reproduction sexuée, mais seulement des zoïdes biflagellés engendrant directement des nouveaux thalles (Bliding, 1936).

A ce propos, Schussnig (1954 *b*) a formulé une hypothèse sur l'évolution des cycles ontogéniques sexuels chez le *Cladophora*, marquée par la dégradation progressive de la sexualité dans le cycle digénétique fondamental, allant jusqu'à la suppression totale de la sexualité avec prépondérance de plus en plus accrue du sporophyte, et aboutissant finalement au cycle monogénétique diplophasique.

(1) En effet, Schreiber (1942) a démontré, à Héligoland, l'existence chez le *Cladophora rupestris* de reproduction sexuée et isogame. L'espèce se révèle, en outre, fortement dioïque. De notre côté, nous avons obtenu, en novembre 1960, simultanément, à partir d'individus d'aspect semblable : d'une part des *gamètes biflagellés* (20 $\mu \times 12\ \mu$) qui, faute de partenaires, ne copulaient pas et dégénéraient en culture; d'autre part, des *zoospores quadriflagellées* (25 $\mu \times 17\ \mu$) qui, par contre, mises en culture, ont germé directement en produisant, sans exception, des filaments d'abord monosiphonés, puis cloisonnés selon la règle chez les Cladophoracées (fig. *14*).

3° Cycle digénétique hétéromorphe haplodiplophasique. — L'établissement, grâce à INGERID JORDE (1933), de l'existence de l'alternance de générations entre l'*Urospora mirabilis*, gamétophyte filamenteux, et le *Codiolum gregarium*, sporophyte unicellulaire, constitue certainement une des découvertes les plus originales concernant la reproduction, non pas seulement parmi les Cladophoracées, mais chez l'ensemble des Algues. En effet, ce type de cycle diffère fondamentalement des autres cycles évolutifs connus chez les Cladophoracées, en raison de la réduction morphologique considérable du sporophyte; cette particularité est, en outre, rare chez les Algues à cycles hétéromorphes où c'est généralement le gamétophyte qui subit la régression morphologique et non pas le sporophyte.

Dans ce cas, le *cycle fondamental* se caractérise par une reproduction sexuée entre gamètes anisogames, les uns femelles, les autres mâles, issus de filaments différents. Le zygote résultant de la gamie se développe en une grosse cellule piriforme, uninucléée. Au moyen de cultures, JORDE l'a correctement identifié au *Codiolum gregarium*.

Cette reproduction, connue seulement dans le fjord d'Oslo, n'a lieu que vers la fin du cycle végétatif de l'*Urospora* (fin avril - mi-mai) (1).

Le *Codiolum gregarium*, par contre, devient fertile seulement au cours de la saison froide suivante (janvier). Il produit alors des zoospores quadriflagellées astigmatées qui, en germant, engendrent directement l'*Urospora mirabilis*, en formant soit un thalle complet composé de protonéma rampant (Zwergpflänzchen de JORDE) et de filaments dressés, soit un thalle incomplet composé de filaments dressés seulement, comme nous l'avons déjà dit (p. 80). Dès le quatorzième jour, ces plantules, formées alors de 20 cellules, sont capables de se reproduire directement par zoospores quadriflagellées. Ce mode de reproduction persiste ensuite jusqu'à la fin de la saison de la végétation, alors que les gamétocystes font leur apparition, et le cycle se boucle. On note que les gamétocystes voisinent dans un même filament d'Algues avec les sporocystes (2).

Le cycle fondamental semble, de plus, pouvoir se compliquer par un développement parthénogénétique facultatif des gamètes femelles

(1) Les résultats de JORDE, relatifs au cycle de développement du couple *Urospora-Codiolum* viennent d'être confirmés à Héligoland. Des plantes sexuées existent dans la nature, mais elles sont très rares dans cette région (P. KORNMANN : *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, *8*, 42-57, 1961).

(2) Sur le littoral breton, l'*Urospora mirabilis* présente aussi une reproduction directe par zoospores quadriflagellées qui, en se développant, en culture, donnent directement des filaments dressés. Il semble en être de même sur les côtes californiennes, selon FAN (1957).

En Bretagne, on rencontre, en outre, occasionnellement, des gamétocystes, mais exclusivement *femelles*, les mâles paraissant faire défaut.

En culture, les gamètes femelles ne se développent pas parthénogénétiquement, mais dégénèrent en se vacuolisant.

De plus, on n'a jamais trouvé le *Codiolum gregarium* correspondant. Dans cette région, le cycle de l'espèce demeure donc énigmatique (observations inédites de J. FELDMANN, confirmées par les nôtres).

engendrant alors directement des sporophytes unicellulaires. Par contre, on ne sait pas s'il y a régulation chromosomique correspondante. Quant à la méiose, qui s'opère sans aucun doute lors de la sporogenèse, elle n'a pas été démontrée cytologiquement.

En somme, chez les Cladophoracées au sens actuel, les travaux antérieurs ont permis de révéler l'existence de trois types de cycles ontogéniques différents : cycle digénétique isomorphe, cycle digénétique hétéromorphe et cycle monogénétique diploïde.

A la fin du chapitre III, nous confronterons ces résultats avec les nôtres, obtenus chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*.

CHAPITRE II

ORGANES REPRODUCTEURS CHEZ L'*ACROSIPHONIA SPINESCENS* ET LE *SPONGOMORPHA LANOSA*

En insistant tout particulièrement sur l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*, nous envisagerons successivement les questions posées par la période et le mode d'apparition des organes reproducteurs, le problème de la zoïdogenèse, puis la structure de l'appareil de déhiscence et le mode d'émission des zoïdes.

1° Phénologie. — La période d'apparition des organes reproducteurs chez les Algues vertes varie beaucoup suivant la situation géographique de l'espèce (J. Feldmann, 1957).

Sur le littoral du Finistère, la période de fructification, en ce qui concerne les espèces des genres *Acrosiphonia*, *Spongomorpha* et *Urospora*, se situe ainsi beaucoup plus tôt au cours de l'année que dans les régions plus septentrionales.

Sur le littoral breton, l'activité reproductrice chez l'*Acrosiphonia spinescens* atteint son maximum vers la fin de mars; elle diminue ensuite progressivement pour s'arrêter dans la première quinzaine d'avril. Il en est de même pour l'*Urospora mirabilis*.

Quant au *Spongomorpha lanosa*, c'est une espèce un peu plus tardive dans la Manche; les organes reproducteurs apparaissent surtout au cours de la première quinzaine d'avril.

Sur les côtes méridionales et occidentales d'Islande, par exemple, la formation des organes reproducteurs de ces Algues est par contre plus tardive, au mois de mai, mais elle se prolonge durant tout l'été (H. Jónsson, 1910).

L'influence de la situation géographique se fait donc nettement sentir sur les fluctuations phénologiques chez ces Algues.

Pour le reste des Cladophoracées, de caractère beaucoup moins boréal, on constate que la formation d'organes reproducteurs dans la Manche se situe en dehors de cette saison.

2° Localisation des organes reproducteurs dans le thalle. — En principe, toutes les cellules végétatives ordinaires du thalle, à l'exception des cellules rhizoïdales, peuvent se transformer en organes reproducteurs. Néanmoins, ces derniers ne sont jamais isolés sur des rameaux spéciaux. Cependant, on constate que les organes reproducteurs apparaissent généralement dans des régions déterminées du thalle. Kjellman (1893) s'est précisément servi de ce caractère dans sa classification du genre *Acrosiphonia*.

Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, les zoïdocystes se trouvent localisés dans la partie moyenne du thalle, dans les filaments principaux, mais surtout dans les ramules. Ils sont intercalaires et disposés soit solitairement, soit en rangée de deux à trois (c'est la section de *Speirogonicae* de Kjellman). Exceptionnellement, nous avons rencontré 6 zoïdocystes en file. Dans un seul cas nous avons, de plus, observé un rameau naissant transformé en zoïdocyste donnant l'impression d'un organe reproducteur individualisé.

Chez le *Spongomorpha lanosa*, les cellules fertiles sont également intercalaires, situées dans la partie subterminale et moyenne du thalle, dans de longues séries caractéristiques (fig. *1*, 1); (c'est le sous-genre des *Isochrous* de Kjellman). Chez l'*Urospora mirabilis* et chez les autres formes filamenteuses simples de la famille, les zoïdocystes sont également intercalaires.

Par contre, chez le *Cladophora*, l'apparition des organes reproducteurs se fait aux dépens des cellules des rameaux terminaux, et généralement dans un ordre basipète.

Dans tous les cas, la transformation des cellules végétatives en zoïdocystes ne s'opère pas simultanément dans un thalle donné. Les zoïdocystes mûrissent à des temps différents. Ceci explique aussi le fait que les émissions des zoïdes puissent s'étaler parfois sur plusieurs jours pour un même individu.

3° La zoïdogenèse. — Nous verrons plus loin, en étudiant les cycles ontogéniques, que les thalles filamenteux du *Spongomorpha lanosa* et de l'*Acrosiphonia spinescens* ne produisent que des gamètes. Nous avons donc affaire exclusivement à la gamétogenèse.

Le problème fondamental posé par la gamétogenèse était évidemment, surtout, d'ordre nucléaire. Il s'agissait avant tout de savoir, pour la compréhension des cycles évolutifs, abordés par la suite, si, lors de la formation des gamètes, les mitoses étaient accompagnées ou non de méiose.

A. — La gamétogenèse chez le « Spongomorpha lanosa ». — Dans les régions fertiles du thalle, on peut rencontrer, localisées dans les longues séries intercalaires, des cellules gamétogènes en différents stades de leur différenciation. On constate alors que les divisions nucléaires précèdent de près la fragmentation des autres constituants

cellulaires. On peut donc distinguer dans ce processus, un peu arbitrairement, une phase nucléaire et une phase cytoplasmique-gamétogène proprement dite.

a) *Phase nucléaire.* — La figure *37* montre quelques stades de divisions nucléaires au cours de la gamétogenèse. La localisation de la cellule et l'absence de tout indice de cloisonnement transversal rendent la première division parfaitement repérable, et confirment qu'il ne s'agit pas là d'une division somatique, mais bien de la première division du noyau gamétogène. Le début de la première division du noyau unique se manifeste par son accroissement en volume (fig. *37*, 1). En prophase tardive (fig. *37*, 2), les chromosomes se sont organisés. On peut alors évaluer leur nombre approximativement à six. Il y en a trois qui sont très longs, un moyen, et deux plus courts. Cette figure prophasique n'a rien d'une mitose hétérotypique. Elle offre, par contre, tous les caractères rencontrés lors de la division nucléaire somatique; cette constatation se confirme par la suite. La métaphase gamétogène de cette première division présente des figures absolument analogues à celles de la mitose somatique (fig. *37*, 3). La disposition et le nombre des chromosomes sont encore invariables.

La première division du noyau, lors de la gamétogenèse, apparaît donc purement mitotique.

Si l'on s'adresse maintenant à la troisième division du noyau, on constate que rien n'est changé en ce qui concerne la forme et le nombre des chromosomes. La figure *37*, 5, montre cette troisième division en prophase. Comparée avec la première division nucléaire, elle présente une identité complète. En anaphase tardive (fig. *37*, 6), on retrouve les chromosomes, par contre, considérablement raccourcis en un paquet compact caractéristique. Il en ressort qu'après trois divisions successives le nombre chromosomique n'a pas changé.

Il en est de même au cours des divisions ultérieures : les chromosomes diminuent de taille, mais leur nombre ne varie pas.

Ces observations conduisent à conclure que la gamétogenèse chez le Spongomorpha lanosa *n'est pas méiotique mais purement mitotique.*

b) *Phase gamétogène proprement dite.* — La fragmentation du contenu cellulaire au cours de la différenciation des gamètes se déroule généralement dans un ordre déterminé. On peut la suivre directement sur le vivant, après coloration vitale.

La différenciation gamétogène commence par une bipartition transversale du chloroplaste et de la vacuole centrale; celle-ci participe donc directement au processus (photo 1, pl. XIII). Chacun des deux compartiments ainsi créés subit encore une division transversale qui conduit à quatre unités gamétogènes. La segmentation suivante s'effectue longitudinalement, sectionnant chacune des quatre parties en deux et isolant ainsi huit éléments gamétogènes. Si l'on superpose ces segmentations aux divisions nucléaires, on constate une correspondance approximative entre les deux phénomènes.

Par la suite, la fragmentation devient plus irrégulière et plus difficile à suivre, mais on remarque qu'elle est simultanée pour tous les éléments, comme il en était pour les divisions nucléaires.

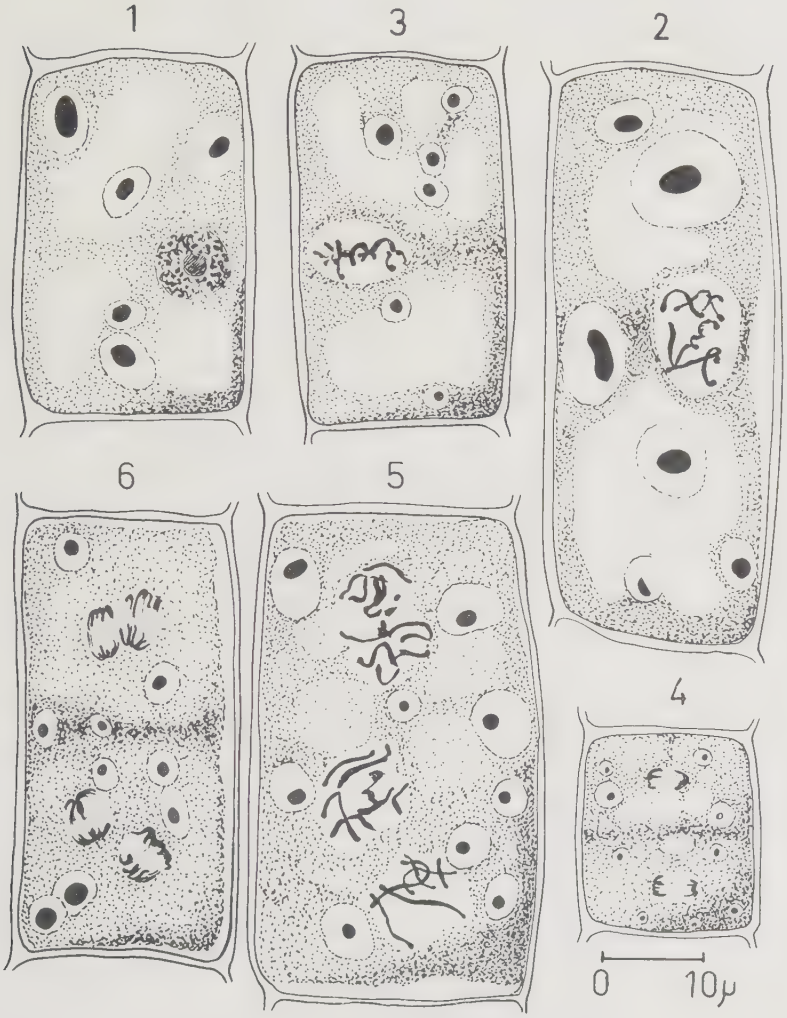


Fig. 37. — *Les premiers stades de la mitose au cours de la gamétogenèse chez le* Spongomorpha lanosa.

1, 2, 3. Première division du noyau dans la cellule gamétogène.
1 : phase préparatoire à la prophase (noter l'absence de tout indice de cloisonnement transversal).
2 : noyau en prophase.
3 : début de la métaphase, vu de profil.
4. Deuxième division du noyau dans la cellule gamétogène d'un ramule, montrant les deux noyaux en anaphase tardive.
5. Troisième division des noyaux dans la cellule gamétogène en prophase (noter la similitude des chromosomes avec ceux du même stade de la première division [2]).
6. Troisième division des noyaux dans la cellule gamétogène en anaphase tardive. (Remarquer la division conjuguée des noyaux.) (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

Au cours de ce processus on ne voit jamais les pyrénoïdes se diviser. Ils subissent peu à peu une désintégration et disparaissent. Dans chaque élément gamétogène, ils sont remplacés par un minuscule pyrénoïde. Quant au stigma, il apparaît bien avant la fin de la gamétogenèse, sous forme de deux baguettes parallèles brillamment colorées par le pigment caroténoïde. La formation de l'appareil cinétique semble, par contre, se situer vers la fin de la gamétogenèse. En effet, après écrasement entre lame et lamelle d'un rameau fertile, puis observation directe au microscope interférentiel, on ne rencontre des éléments flagellés que dans les gamétocystes mûrs. Les deux flagelles apparaissent alors rabattus en arrière, appliqués contre le corps du gamète.

Le gamétocyste mûr contient une profusion de gamètes, remplissant la totalité de la cavité cellulaire et séparés de la paroi celluloso-pectique par une fine pellicule cytoplasmique. On n'observe aucun indice de l'appareil de déhiscence.

En somme, la formation des gamètes chez le Spongomorpha lanosa *se caractérise par de nombreuses divisions mitotiques du noyau unique primitif, accompagnées de segmentations du contenu cellulaire en autant d'éléments gamétogènes qu'il y a de noyaux. Chaque élément s'organise en gamète muni de deux flagelles.*

B. — La gamétogenèse chez l' « Acrosiphonia spinescens ». — Contrairement au cas précédent, la vacuole centrale ne participe pas à la formation des gamètes. Ceux-ci naissent exclusivement dans la couche cytoplasmique pariétale. En outre, on constate, au début du processus, un asynchronisme plus accentué entre les divisions nucléaires et les segmentations de la couche protoplasmique pariétale. Ce n'est que vers la fin de la gamétogenèse, après le premier morcellement protoplasmique, que les deux phénomènes se régularisent et deviennent à peu près simultanés.

a) *Phase nucléaire.* — Dans ce cas, il est impossible de saisir avec certitude la première division nucléaire lors de la gamétogenèse, en raison du nombre imprécis des noyaux somatiques dans la cellule. Par contre, dès que les divisions se produisent librement dans la cellule, sans migration des noyaux, on peut être assuré qu'il s'agit bien là d'une activité nucléaire gamétogène et non de la mitose somatique.

La photographie 3, pl. VI, montre une des premières divisions des noyaux, probablement la deuxième. Tous les noyaux sont en métaphase, vue de profil. On note, en plus, les fuseaux achromatiques. Ces divisions se déroulent dans un synchronisme absolu. A ce stade, il ne semble pas qu'il y ait eu diminution du stock chromosomique par rapport au noyau somatique étudié précédemment. La division des noyaux se poursuit à une cadence accélérée et on obtient rapidement une profusion de petits noyaux dispersés dans la couche cytoplasmique. Sur la photographie 4, pl. VI, nous retrouvons ces noyaux en

fin d'anaphase. La simultanéité des divisions est encore d'une rigueur absolue et il est impossible de déceler une réduction du nombre chromosomique. La figure *38*, 1, montre les noyaux en prophase tardive, à un stade analogue de la gamétogenèse. Le nombre chromosomique est incontestablement le même que dans le noyau somatique, c'est-à-dire voisin de cinq. A un stade plus avancé de la gamétogenèse, après la dislocation protoplasmique, on constate que chaque élément gamétogène autonome résultant renferme un noyau généralement en position excentrique et un plaste avec un ou deux pyrénoïdes (fig. *38*, 2).

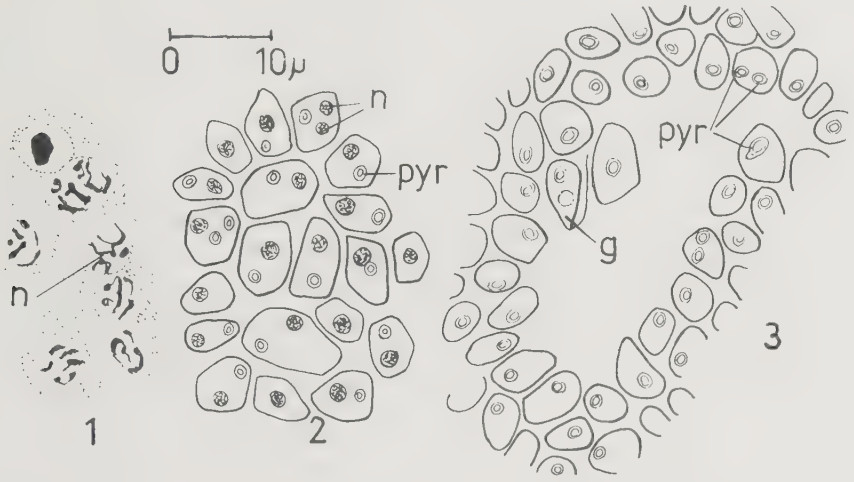


Fig. 38. — *La gamétogenèse chez l'*Acrosiphonia spinescens.

1. Fragment du territoire cellulaire à un stade avancé de la gamétogenèse avec quelques noyaux en prophase tardive (comparer avec les stades analogues, figure 33). (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)
2. Vue superficielle d'une portion du gamétocyste avec un cytoplasme fragmenté en éléments gamétogènes, chacun contenant un ou deux pyrénoïdes et un ou deux noyaux, généralement en position excentrique. (Coloration selon la méthode de Feulgen.)
3. Comme 2 : division des pyrénoïdes dans certains éléments gamétogènes. (Observation sur matériel fixé à l'eau de mer formolée à 5 %.)

(*n.*, noyau; *pyr.*, pyrénoïde; *g.*, gamète.)

*Toutes ces constatations plaident en faveur de l'absence d'une méiose au cours de la gamétogenèse chez l'*Acrosiphonia spinescens. *De même que pour le* Spongomorpha lanosa *la formation des gamètes est réalisée exclusivement de mitoses.*

b) *Phase gamétogène proprement dite.* — La segmentation protoplasmique n'intervient qu'après une multiplication intense des noyaux. Elle se manifeste surtout par le morcellement de l'appareil plastidial en grandes plaques parfaitement individualisées, de forme triangulaire ou polygonale, et de dimensions variables (photo 1, pl. VI). On note que certains de ces éléments renferment un gros pyrénoïde qui

est le pyrénoïde primitif, tandis que d'autres en sont complètement dépourvus; mais tous ces éléments plastidiaux sont amylifères. Par la suite, les plaques plastidiales continuent à se fragmenter en territoires de plus en plus petits, cependant que les pyrénoïdes ne subissent pas de bipartition, mais semblent franchement éliminés du plaste (photo 2, pl. VI). A un stade plus avancé de la gamétogenèse, les gros pyrénoïdes sont disparus, mais *dans chaque élément plastidial* se trouvent logés un ou deux pyrénoïdes minuscules (fig. *38*, 3). Dans quelques cas, on les observe en voie de division. *Il est donc certain que les pyrénoïdes primitifs disparaissent au cours de la gamétogenèse et qu'ils sont remplacés par des pyrénoïdes néoformés* qui, eux, sont *susceptibles de se diviser* durant les phases finales du processus. D'ailleurs, on ne peut expliquer la présence d'un pyrénoïde dans les plaques plastidiales primitivement apyrènes autrement que par son apparition « de novo ».

Quant au stigma et à l'appareil cinétique, ils correspondent, comme dans le cas précédent, à des formations d'apparition tardive. Le pore d'émission des gamètes, par contre, se laisse deviner par l'existence d'une petite encoche à la face interne de la paroi.

A la maturité, chaque gamétocyste renferme un nombre très élevé de gamètes, enfermés entre les parois d'un double sac, limité vers l'extérieur par la pellicule cytoplasmique, vers l'intérieur par la vacuole centrale.

C. — Confrontation des résultats avec ceux obtenus chez les autres Cladophoracées. — La gamétogenèse, chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens*, telle qu'elle vient d'être ainsi décrite, diffère à beaucoup de points de vue de celle étudiée par certains auteurs, notamment dans le genre *Cladophora*.

a) *La première différence porte sur le nombre des divisions nucléaires lors de la gamétogenèse.* Chez le *Cladophora glomerata*, Schussnig (1954 *a*) a établi que ces divisions, lors de la gamétogenèse, étaient seulement au nombre de trois : la première est méiotique et synchrone pour tous les noyaux, les autres absolument asynchrones. Ces divisions proprement gamétogènes, caractérisées par la présence de centrosomes, sont cependant toujours précédées d'une division somatique des noyaux dépourvus de centrosomes. Quant à la sporogenèse chez cette même espèce, elle s'opère seulement en trois divisions mitotiques successives et asynchrones qui diffèrent de la mitose somatique par la présence de centrosomes. Chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens*, nous n'avons, par contre, jamais trouvé de centrosomes dans les divisions des noyaux gamétogènes, et le nombre des divisions est certainement supérieur à trois. De même, les divisions sont toujours rigoureusement synchrones.

b) *La deuxième différence a trait à la différenciation des zoïdes.* Celle-ci commence chez le *Cladophora glomerata*, selon le même auteur,

seulement lorsque les divisions nucléaires sont complètement achevées. Il se délimite alors autour de chaque noyau un territoire protoplasmique individualisé, contenant plusieurs petits plastes, soit amylifères, soit pyrénifères. Les plastes peuvent être disposés en « rosette » autour du noyau comme Czempyrek (1930) l'a décrit et figuré chez le *Cladophora callicoma*, et comme nous avons pu le confirmer dans le cas du *Cladophora rupestris*. Strasburger (1880) avait assimilé cette « rosette » à une couronne amylacée. De plus, il semble que les pyrénoïdes persistent en se divisant pendant la zoïdogenèse chez le *Cladophora*, quoique les avis à ce sujet soient très partagés.

Ces particularités ne correspondent pas à ce que nous avons observé chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens* où les divisions des noyaux et l'organisation protoplasmique gamétogène vont souvent de pair, et où chaque élément ne possède finalement jamais plus d'un plaste et d'un pyrénoïde. Nous avons noté, en outre, la disparition des pyrénoïdes primitifs.

c) *La troisième différence concerne l'apparition, tout à fait au début de la zoïdogenèse, d'un appareil de déhiscence caractéristique* (voir p. 163). Nous avons observé cette particularité chez le *Rhizoclonium*, le *Chætomorpha* et le *Cladophora*, et même chez le *Siphonocladus*.

En somme, la gamétogenèse, chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*, se déroule donc assez différemment de celle connue dans les autres genres de Cladophoracées.

D. — Conséquences théoriques de l'absence de méiose lors de la gamétogenèse sur l'alternance cytologique de phases chez l' « Acrosiphonia spinescens » et le « Spongomorpha lanosa ». — Puisque la gamétogenèse se déroule dans ces deux espèces sans réduction chromatique, les gamètes ne sont pas réductionnels mais *équationnels*. Du même coup, l'organisme qui leur a donné naissance ne pouvait être diploïde, mais obligatoirement haploïde, comme le suggère d'ailleurs la garniture chromosomique relativement faible de ses noyaux.

Par là même, la possibilité d'un cycle diplophasique, marqué par une méiose au moment de la formation des gamètes, comme c'est le cas chez le *Cladophora glomerata*, se trouve nécessairement écartée; et nous restent seulement les deux possibilités offrant place à un thalle haploïde : cycle haplophasique et cycle haplodiplophasique.

Avec un cycle haplophasique, la méiose se produit à la germination du zygote (exemple : *Spirogyra*). Nous verrons plus loin que cette possibilité est à exclure, car le zygote de nos Algues se développe sans que son noyau subisse de méiose.

La dernière possibilité, le cycle haplodiplophasique, impose la présence d'une génération diploïde, un sporophyte, avec méiose au moment de la formation de tétraspores. Mais étant donné que chez le *Spongomorpha lanosa* et l'*Acrosiphonia spinescens* nous n'avons rencontré

que des formes productrices de gamètes et haploïdes, il était désormais théoriquement établi qu'il existait nécessairement des sporophytes dont l'aspect était différent de celui des gamétophytes; autrement dit, que ces Algues se reproduisaient avec alternance hétéromorphe de générations.

L'établissement des cycles ontogéniques, envisagés ultérieurement, a effectivement permis de confirmer ces présomptions.

4° Le mode de déhiscence des organes reproducteurs et le mode d'émission des zoïdes. — J. Feldmann (1955 *b*) a insisté sur l'intérêt, généralement méconnu, que présente l'étude comparée des phénomènes du mécanisme de libération des zoïdes chez les Algues. A ce propos, il a révélé l'existence de diverses modalités chez les Chlorophycées marines.

Chez les Cladophoracées, qui n'ont pas été étudiées de ce point de vue, nous avons pu distinguer entre trois sortes d'appareils de déhiscence, chacun caractérisé par un mode d'émission particulier.

A. — Appareil de déhiscence caractérisé par une perforation unique, formé par un clapet, situé vers l'extrémité supérieure du zoïdocyste. — Ce mode peut présenter deux types différents selon que le clapet résultant de la perforation est caduc ou non.

a) *Pore à clapet caduc.* — Ce type s'observe chez le *Spongomorpha lanosa*. La perforation est circulaire, relativement grande. Lors de l'émission, la surface ainsi découpée est éjectée. En même temps, le sac cytoplasmique renfermant les gamètes se crève et les gamètes sont instantanément expulsés pour se disperser rapidement dans le milieu marin. Exceptionnellement, il arrive cependant que ce sac soit émis en totalité, sans crever. Les gamètes emprisonnés s'agitent frénétiquement dans le sac pendant plusieurs heures, mais sans pouvoir sortir.

Un phénomène analogue a été signalé chez l'*Urospora mirabilis* (Jorde, 1933).

b) *Pore à clapet non caduc.* — Ce type s'observe chez l'*Acrosiphonia spinescens*. Ici, la perforation est à peu près semi-circulaire. Lors de l'émission, il y a donc un clapet qui s'ouvre. Il est parfaitement visible sur un gamétocyste vide (photo. 1, pl. VII). Ce clapet, dépourvu de charnière différenciée, s'ouvre généralement obliquement au grand axe du filament suivant une corde de cercle. Il peut être soit rabattu en arrière, soit légèrement soulevé, mais il délimite toujours un grand orifice à bord finement denté, qui doit faciliter le déchirement de la vésicule cytoplasmique au moment de l'émission des gamètes. Cet aspect rappelle tout à fait l'ouverture d'une boîte de conserve cylindrique. Chez les *Acrosiphonia* du Japon, Sakai (1954) a incidemment figuré, au niveau des zoïdocystes vides, des espèces de clapets qui doivent sans doute être de ce même type.

Quant à la libération des gamètes, elle s'accomplit selon un mécanisme particulier où le rôle mécanique de la vacuole centrale conservée apparaît comme primordial. Le phénomène ultrarapide se déroule en quelques secondes, selon trois phases majeures (fig. 39) :

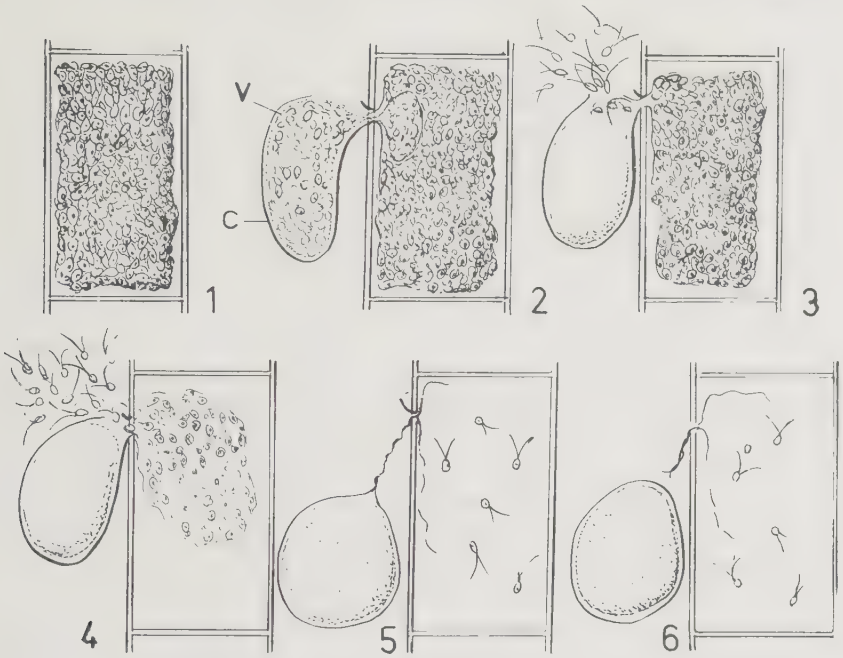


Fig. 39. — *Acrosiphonia spinescens :* mode d'émission des gamètes (schéma).

1. Un gamétocyste mûr, rempli de gamètes.
2. Extrusion de la vacuole centrale provoquant une vésicule cytoplasmique à l'extérieur du gamétocyste.
3 et 4. Rupture de la vésicule cytoplasmique et libération des gamètes.
5 et 6. Détachement progressif de la grande vacuole centrale, entourée de la membrane cytoplasmique.

(*v.*, vacuole; *c.*, vésicule cytoplasmique.)

— *Première phase préliminaire : ouverture brusque de l'opercule et extrusion presque simultanée de la vacuole centrale.* — On peut suivre la sortie progressive de la vacuole en la colorant préalablement au bleu de crésyle. En sortant, elle refoule vers l'extérieur la vésicule cytoplasmique contenant les gamètes occasionnant une hernie qui grossit de plus en plus au fur et à mesure que progresse l'extrusion de la vacuole. En même temps, on constate que la vésicule cytoplasmique se décolle des parois du gamétocyste, tandis que les gamètes sont encore parfaitement immobiles.

— *Deuxième phase paroxysmale : rupture de la vésicule cytoplasmique et libération des gamètes.* — La vésicule cytoplasmique, de plus en plus tendue sous l'action continue de la vacuole, finit par se rompre. Instantanément, les gamètes sont expulsés, d'abord ceux situés dans

la hernie externe, ensuite ceux logés à l'intérieur du gamétocyste. Mais ils ne commencent leur agitation qu'au contact de l'eau de mer ambiante.

Au moment même de la rupture de la vésicule cytoplasmique, une secousse violente se produit aux deux extrémités du gamétocyste, sans doute du fait de la perte de turgescence de celui-ci et de la dilatation corrélative des cellules voisines. Ce choc provoque le raccourcissement du gamétocyste et le plissement de sa surface.

— *Troisième phase finale : extrusion complète de la vacuole.* — Lorsque l'émission des gamètes est achevée, la vacuole est entièrement éjectée du gamétocyste. Parfaitement sphérique, elle est alors colorée uniformément en violet intense. Une vésicule cytoplasmique incolore, irrégulière, plus ou moins plissée, l'entoure et la relie à l'ouverture du gamétocyste par une sorte de « cordon ombilical ». Ce cordon finit également par se rompre. Dès lors, on constate que le colorant vital commence à diffuser; puis la vacuole ne laisse qu'une sorte de résidu incolore sous forme de réseau irrégulier.

Ce mode d'émission rappelle, en ce qui concerne le rôle de la vacuole, celui décrit par J. Feldmann (1955 *b*) chez le *Pseudobryopsis myura* (Codiales). Le mécanisme d'émission chez l'*Ulothrix* pourrait aussi se rapprocher de ce type, car il comporte l'extrusion d'une poche cytoplasmique.

A côté de ce mode d'émission qui est le plus fréquent, on rencontre toutefois des cas où la vésicule cytoplasmique éclate sans que la vacuole centrale soit expulsée. Les gamètes s'agitent alors longtemps dans le gamétocyste avant de sortir. Parfois l'émission peut ne pas avoir lieu. L'agitation des gamètes dure alors plusieurs heures et, finalement, ils dégénèrent sur place, emprisonnés dans leur gamétocyste.

B. — Appareil de déhiscence en boutonnière allongée, produite par une déchirure irrégulière de la paroi latérale. — L'*Urospora mirabilis* représente ce type.

Avant l'émission des zoïdes, on ne décèle aucun indice du pore. Celui-ci semble se produire juste au moment de la libération des spores.

Chez cette espèce, nous avons révélé deux modalités de l'émission des zoospores quadriflagellées.

Dans le premier cas, le contenu du sporocyste fait hernie en dehors, comme chez l'*Acrosiphonia spinescens*. Cette poche cytoplasmique éclate et, très rapidement, on assiste à l'évacuation totale des gamètes qui se dispersent immédiatement dans le milieu environnant. Cependant, comme dans les cas précédents, l'agitation des spores ne commence qu'au contact de l'eau de mer.

Dans le deuxième cas, le plus fréquent, les spores sont émises, *une à une*, sans que le contenu du sporocyste se mette en agitation. Ce mécanisme est remarquablement rythmé. En effet, aussitôt qu'une

spore est libérée, on voit une deuxième se glisser vers l'ouverture. Elle s'y arrête un instant, puis d'un seul coup est expulsée. Dès que la spore est à l'extérieur, ses quatre flagelles commencent à battre. Lors de cette libération, c'est indifféremment la partie effilée postérieure ou la partie flagellifère antérieure du zoïde qui est orientée vers la sortie.

Dans quelques cas, nous avons observé, chez cette même espèce, l'émission de « spores siamoises » accollées deux par deux par leur queue. De telles spores manifestent une nage tiraillée et tout à fait fantaisiste.

C. — Appareil de déhiscence a papille gélifiée extérieure. — Ce type, bien différent des cas précédents, est propre à tous les autres genres envisagés de la famille. Chez le *Cladophora rupestris*, par exemple, cet appareil, à l'état complet, se présente sous forme d'un cône membranaire à ouverture circulaire surmontée d'une papille celluloso-pectique provenant de la gélification locale de la membrane. En face de l'ouverture, au sein du cytoplasme, se décèle un corps biconvexe d'aspect vitreux, limité extérieurement par la pellicule cytoplasmique et correspondant sans doute aussi à une gélification locale.

Généralement, il y a un seul pore par zoïdocyste, situé latéralement vers l'extrémité supérieure de l'article, mais chez cette espèce, de même que chez le *Cladophora pellucida*, nous avons parfois observé plusieurs pores par zoïdocyste, à localisation variable et parfaitement fonctionnels, fait qui offre une analogie complète avec l'appareil de déhiscence tel qu'il a été décrit par J. Feldmann (1955 *b*) chez le *Siphonocladus pusillus*, et confirmé ultérieurement par nous (Jónsson et Puiseux-Dao, 1959).

Le mode d'émission des zoïdes a été admirablement décrit et illustré, chez divers *Cladophora* et *Chætomorpha*, par Thuret (1850). Chez le *Cladophora rupestris*, où nous avons pu suivre de près ce phénomène, on constate d'abord la disparition du bouchon gélifié, suivie de la rupture de la pellicule cytoplasmique. Les zoïdes commencent alors à sortir, un par un, d'une façon tout à fait analogue à ce que nous avons décrit chez l'*Urospora mirabilis*. Au bout de quelques secondes, le zoïdocyste est complètement vidé. La libération des derniers zoïdes se fait dans une masse visqueuse incolore, contenant, dans ce cas, quelques cristaux protéiques; cette masse pourrait représenter du cytoplasme résiduel (Restplasma) comme Schussnig (1954 *a*) l'a observé chez le *Cladophora glomerata*, mais sur matériel fixé. En tout cas, cette masse ne se colore pas vitalement et ne représente pas la vacuole centrale qui semble disparaître au cours de la zoïdogenèse.

Comme dans les cas précédents, il arrive que le mécanisme de libération des zoïdes soit momentanément ou définitivement déréglé, par exemple par une déformation de l'ouverture ou par la présence d'épiphytes trop nombreux. Les zoïdes enfermés ne tardent pas, sans doute

au contact de l'eau de mer, qui a pénétré à l'intérieur du zoïdocyste, à se mouvoir. Rapidement, les zoïdes manifestent une agitation frémissante rappelant, pour employer les termes propres de THURET « un liquide en ébullition ». Dans ces conditions, les zoïdes dégénèrent souvent sur place.

En conclusion, nous pouvons donc constater que les modalités du mécanisme d'émission des zoïdes chez les Cladophoracées sont diverses. On est particulièrement frappé par la différence qui existe à ce sujet entre le *Spongomorpha*, l'*Acrosiphonia* et l'*Urospora*, d'une part, et les autres genres du groupe, d'autre part.

CHAPITRE III

MODE DE REPRODUCTION ET CYCLE ONTOGÉNIQUE DE L'*ACROSIPHONIA SPINESCENS* ET DU *SPONGOMORPHA LANOSA*

Bien que de nombreuses études aient été consacrées au mode de reproduction et au cycle ontogénique chez les Cladophoracées, lorsque nous entreprîmes ce travail, ces problèmes n'avaient pratiquement pas été abordés chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*, et notre ignorance était complète relativement aux espèces croissant sur le littoral français.

⁂

Dès 1893, on savait toutefois que le *Cladophora (= Spongomorpha) lanosa* des côtes anglaises offrait une reproduction sexuée isogame. Mais ce résultat isolé, dû à Buffham et appuyé par des figures exactes, était passé absolument inaperçu aux yeux de Wille (1911), lorsque ce dernier signale l'existence de zoïdes biflagellés chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*. Il en est de même pour Smith qui, beaucoup plus tard (1946), consacre une étude particulière à la reproduction d'une espèce des côtes américaines du Pacifique Nord : *Spongomorpha (= Acrosiphonia) coalita* (Rup.) Collins. Cette Algue présente une reproduction sexuée isogame et une diécie constante; mais comme l'auteur ne trouve jamais de zoospores quadriflagellées, il conclut à l'absence d'alternance de générations chez cette espèce (cycle monogénétique). Cependant, les zygotes ne sont pas suivis en culture et leur devenir demeure donc problématique.

⁂

Nos recherches (S. Jónsson, 1957 *a*, 1959, *a*, *b*), basées sur des cultures au laboratoire et des contrôles dans la nature durant plusieurs années, nous ont conduit à des conclusions fondamentalement différentes chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*.

Nos résultats relatifs à l'*Acrosiphonia spinescens* diffèrent également à certains points de vue de ceux obtenus presque simultanément en Californie par Hollenberg (1958) et Fan (1957, 1959) sur le *Spongomorpha (= Acrosiphonia) coalita*, comme nous l'exposerons plus loin.

*I. — REPRODUCTION ET ÉTABLISSEMENT DU CYCLE ONTOGÉNIQUE DE L'*ACROSIPHONIA SPINESCENS

Depuis longtemps on avait remarqué, sur le littoral breton, l'apparition de cette espèce vers la fin de l'hiver, puis sa disparition à la fin du printemps. Mais on ignorait tout de sa reproduction et de sa persistance pendant le reste de l'année.

Le problème posé était donc tout d'abord de rechercher *sous quelle forme* l'espèce vivait pendant environ ses 10 mois d'éclipse.

Nous avons donc été conduit à étudier sur place, à Roscoff, la reproduction de l'*Acrosiphonia spinescens*.

1° Reproduction de l'Acrosiphonia spinescens et mise en évidence de sa nature gamétophytique et haploïde.

a) Reproduction.

1° Méthode d'obtention des spores. — Des touffes d'Algues fertiles, fraîchement cueillies, sont triées et soigneusement lavées au laboratoire dans de l'eau de mer, à l'aide d'un fin pinceau, puis réparties en milieu nutritif dans quelques dizaines de cristallisoirs, placés sur la paillasse, face à une fenêtre exposée au Nord dans une stalle non chauffée. En même temps, des rameaux fertiles sont isolés et placés en gouttes pendantes dans des cellules de Van Tieghem, et exposés de la même façon.

Généralement, le lendemain matin, il y a des émissions actives dans la plupart des cristallisoirs, ainsi que dans les gouttes pendantes. Dans tous les cas, les zoïdes se révèlent positivement phototactiques, formant sur le bord éclairé du cristallisoir ou de la goutte pendante une frange verte parfaitement visible à l'œil nu.

2° Morphologie et cytologie du zoïde (fig. *40*). – Après prélèvement au niveau de la frange verte, fixation sur lame aux vapeurs osmiques ou au Lugol, et observation microscopique, on est tout de suite frappé par la différence de taille que présentent les zoïdes (photo 2, pl. VII).

En effet, leurs dimensions peuvent varier de 3,5 µ à 6 µ de largeur et 8 µ à 11 µ de longueur. Elles sont supérieures à celles observées chez les zoïdes du *Spongomorpha coalita* (Smith, 1946; Fan, 1959).

Nous retrouvons donc ici un important caractère : *la taille variable des zoïdes* (fig. *40*, 1), caractère noté lors de la zoïdogenèse et résultant sans doute du morcellement inégal du cytoplasme et du chloroplaste précédant la formation des zoïdes.

Chaque zoïde possède dans sa moitié postérieure un plaste pariétal renfermant un pyrénoïde, un stigma rouge en position subéquatoriale et des enclaves amylacées. La partie antérieure, incolore sur le vivant, contient des gouttelettes lipidiques osmiophiles et un noyau bien visible après coloration au carmin acétique, ou traité selon la méthode

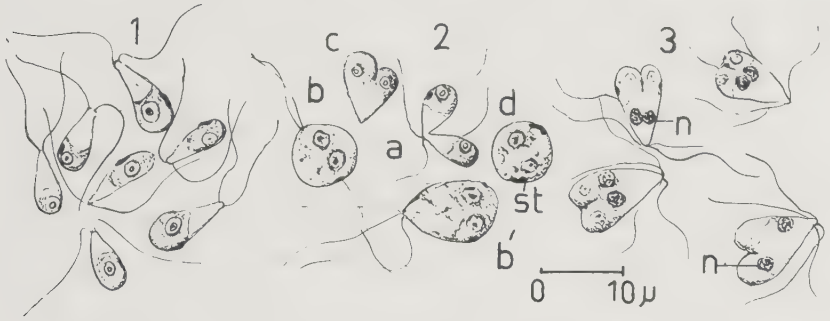


Fig. 40. — *Acrosiphonia spinescens :* gamètes, planogamie et caryogamie.

1. Gamètes de dimensions variables (noter chez chacun, en position postérieure, un plaste renfermant un pyrénoïde et un stigma, et, en position antérieure, deux flagelles). (Observation après fixation aux vapeurs osmiques.)
2. Planogamie des gamètes : fusion entre gamètes iso ou subisogames. (Coloration au Lugol.)
   a, début de la planogamie; *b*, planozygote vu du pôle postérieur; *b'* planozygote en vue latérale; *c*, zygote issu d'une anisogamie et ayant perdu ses flagelles; *d*, zygote fixé et arrondi, muni de 2 stigmas.
3. Position variable des pronucléii dans les planozygotes indiquant le décalage dans la caryogamie.

(*n.*, noyau; *st.*, stigma.) (Coloration au carmin acétique.)

de Feulgen. Le noyau peut être situé au niveau du plaste. Les flagelles, toujours au nombre de deux par zoïde, sont parfaitement égaux et de longueur constante, quelles que soient les dimensions des corps des zoïdes.

Ces flagelles s'insèrent au niveau d'une papille flagellifère peu individualisée où on peut déceler, d'ailleurs difficilement, un ou deux mastigosomes colorables au carmin acétique. Après coloration à la fuchsine phéniquée de Ziehl, l'extrémité des flagelles, menu filament terminal, s'enroule en boule ou en tire-bouchon. Les flagelles sont totalement dépourvus de mastigonèmes, comme c'est le cas en général chez les Chlorophycées (Chadefaud, 1950). Toutefois, des granulations sont visibles le long du flagelle, mais il n'est pas exclu que cela soit un artefact dû au colorant. Elles ne ressemblent pas du tout aux mastigo-

nèmes découverts et bien décrits chez l'*Hematococcus* par Vlasta Benesova (1949).

A aucun moment nous n'avons rencontré des zoïdes quadriflagellés.

3° ***Comportement des zoïdes, leur copulation*** (fig. *40*, 2). — Les zoïdes libérés manifestent une nage agitée qui peut se prolonger pendant plusieurs heures. C'est dans une goutte pendante sous le microscope que l'on observe le plus aisément leur comportement. Ils nagent d'abord frénétiquement, en se cognant, puis rebondissant, mais sont toujours attirés par la lumière. En effet, si l'on tourne la lame de façon à ce que la lumière éclaire le côté opposé de la goutte, on voit tous les zoïdes s'y précipiter immédiatement. Au bout de quelque temps on remarque, au sein de cet impressionnant grouillement, que deux individus s'accrochent par leurs flagelles, puis s'accolent par leur papille. Ce phénomène se généralise bientôt, manifestant la *planogamie*, rapidement suivie de la fusion latérale de plus en plus complète des deux gamètes. Chaque *planozygote* en résultant (photo 2, pl. VII), muni alors de 4 flagelles et de deux stigmas diversement disposés l'un par rapport à l'autre, nage encore pendant quelques minutes, devient négativement phototactique et cherche visiblement à se fixer. La fixation sur le substrat se fait par la partie flagellifère antérieure; elle est accompagnée de mouvements, contre le substrat, saccadés et tourbillonnants.

Quand le planozygote s'est définitivement ancré au substrat, il commence à s'arrondir, tandis que les flagelles se rabattent en arrière, s'immobilisent, puis tombent, mais sans paraître se résorber. Il en est de même pour les gamètes restants, toujours en assez grande proportion.

4° ***La caryogamie*** (fig. *40*, 3). — Après la fusion plasmogamique, nous avons suivi la caryogamie grâce à des colorations nucléaires.

On constate alors que la fusion des noyaux peut s'effectuer tout de suite dans les planozygotes, ou beaucoup plus tard. Dans certains cas, les deux noyaux ne semblent pas se fusionner, mais passer à un stade micto-haploïde prolongé.

Ces aspects de la caryogamie, dont les conséquences, nous le verrons plus loin, ne sont pas sans importance, tiennent directement au fait, déjà signalé, de la position variable des noyaux dans les gamètes. Lors de la fusion des gamètes, les noyaux peuvent se trouver face à face dans la partie antérieure du planozygote; il y a alors caryogamie immédiate. Ils peuvent être décalés; il y a alors caryogamie tardive; elle semble différée.

5° ***Sexualité.*** — Il est à noter que les copulations qui ne se font pas en amas peuvent s'effectuer entre gamètes de taille semblable ou dissemblable. Toutefois, nous n'avons jamais observé de gamie entre l'un des gamètes les plus petits et l'un de ceux de très grande taille.

La reproduction sexuée de l'*Acrosiphonia spinescens* présente donc une planogamie isogame ou subisogame, comme c'est fréquent chez les Cladophoracées. Il importe aussi de souligner que, dans une goutte pendante contenant un fragment de rameau fertile, rigoureusement isolé, il est possible d'assister à une gamie complète, après la libération des gamètes. Par contre, on n'observe jamais la fusion des gamètes à l'intérieur d'un gamétocyste.

Ces études, faites à plusieurs reprises, à des époques différentes, indiquent donc que des copulations sont possibles entre gamètes issus d'un même thalle, ce qui conduit à considérer l'*Acrosiphonia spinescens* comme une espèce monoïque, et non strictement dioïque, comme ceci a été révélé pour l'espèce américaine *Spongomorpha coalita* (Smith, 1946; Fan, 1959). Toutefois, les copulations sont plus fréquentes dans le cas de thalles différents; ce fait laisserait penser que l'espèce peut être subdioïque.

Conclusions. — De cette première étude de la reproduction chez l'*Acrosiphonia spinescens*, nous pouvons conclure que :

a) *Cette espèce, subdioïque ou monoïque, ne produit que des zoïdes biflagellés qui sont des gamètes.*

b) *Ces zoïdes, après la gamie, isogame ou légèrement anisogame, forment des zygotes soit avec caryogamie complète et immédiate, soit avec caryogamie tardive.*

En cas d'absence de partenaire du sexe opposé, les gamètes ne copulent pas mais sont, comme nous le verrons plus loin, susceptibles de parthénogenèse.

b) Devenir des gamètes et des zygotes en culture.

Le devenir de ces divers éléments varie selon chaque cas. Une mise en culture nous a permis d'établir leur évolution ultérieure. Nous les étudierons séparément.

1° Devenir des gamètes restants en culture. Le développement parthénogénétique haploïde. - Le plus grand nombre des gamètes restants ne dégénère pas en culture, mais se développe en redonnant des individus d'aspect semblable à celui de l'Algue-mère. Ce développement, plus ou moins rapide dans le même lot en culture est marqué par l'accroissement en volume du gamète restant, ceci pendant quelques jours. Après environ 13 jours, alors que les zygotes véritables offrent un aspect caractéristique, les gamètes restants se présentent sous la forme soit de grosses cellules globuleuses, ovoïdes ou plus ou moins allongées, dans lesquelles le noyau unique est parfois en voie de division, soit de filaments constitués par une ou plusieurs cellules, chacune uni ou plurinucléée (fig. *11*, 1). Nous retrouvons là, par conséquent, exactement le début du mode de développement que nous avons

précédemment décrit chez l'*Acrosiphonia spinescens*. Cette évolution se confirme très rapidement par la naissance d'un appareil rampant, soit filamenteux, soit constitué de quelques cellules globuleuses arrondies, bout à bout, à partir duquel s'érige bientôt un filament dressé, d'abord simple puis ramifié (photo 3 et 4, pl. VII; photo 1, pl. VIII).

Les plantules, ainsi nées, émettent des rhizoïdes abondants qui, au bout d'un mois, vont engendrer des rameaux dressés.

Ces plantules présentent alors, extérieurement, toutes les caractéristiques de la plante-mère. Elles n'en diffèrent pas non plus quant à la morphologie cellulaire. De plus, leur nombre chromosomique est le même.

Nous devons ajouter qu'en culture ces plantules n'ont jamais atteint leur maturité sexuelle.

Conclusions. — Il est donc évident, selon ces résultats, que les gamètes restants peuvent, en germant directement, *se développer parthénogénétiquement* en engendrant de nouvelles générations de l'*Acrosiphonia spinescens*. La numération chromosomique confirme qu'il s'agit bien d'une *parthénogenèse haploïde*.

Inversement, l'existence de développement parthénogénétique permet d'affirmer que l'*Acrosiphonia spinescens* représente un *gamétophyte qui est forcément haploïde* puisqu'il produit des gamètes qui, en se développant, donnent, non pas un sporophyte mais un nouveau gamétophyte dont les noyaux ont un nombre chromosomique identique à celui de la plante-mère.

2° ***Devenir des zygotes en culture.*** — Nous avons remarqué que la caryogamie peut être perturbée par la place variable des noyaux dans les gamètes lors de la gamie. Cette disposition variable a une influence directe sur la rapidité et le mode de développement du zygote, tout au moins à son début.

A. — Début de développement. — *Les zygotes dans lesquels la fusion des noyaux s'est accomplie lors de la planogamie germent presque immédiatement dans un laps de temps de 24 heures.* Ils produisent un fin tube monosiphoné dans lequel on décèle le plaste, avec encore ses deux stigmas et ses deux pyrénoïdes (parfois un seul), et le noyau, aplati et étiré (fig. *41*, 2). Puis ce siphon s'allonge, le contenu cellulaire se déplace. Bientôt le siphon présente un renflement vers une de ses extrémités, ce qui lui confère alors la forme d'une ampoule allongée à stipe incolore.

Les zygotes dans lesquels la caryogamie est retardée ne germent pas directement, mais accroissent leur volume, un peu comme les gamètes parthénogénétiques. Mais sitôt que la fusion des noyaux s'est réalisée, on assiste à la germination qui se fait alors selon un mode différent du cas précédent. En effet, le zygote, plus volumineux que le zygote

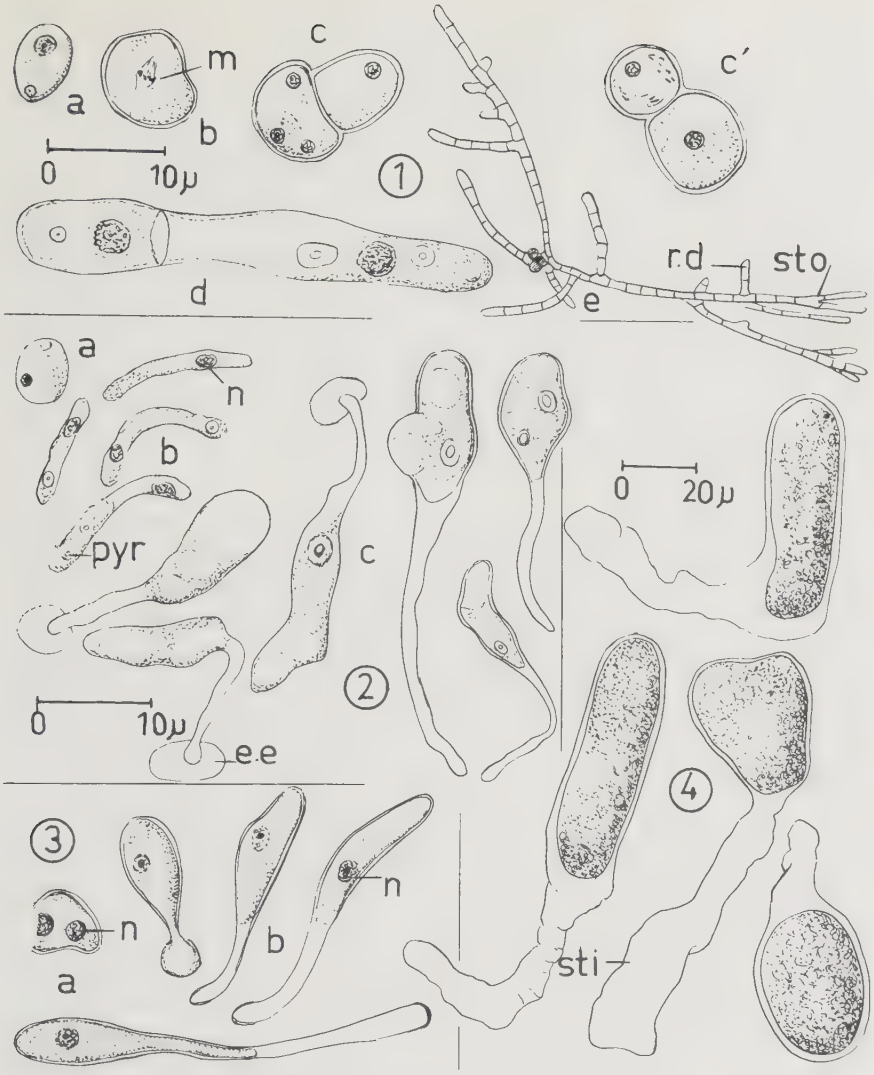


Fig. 41. — *Acrosiphonia spinescens.*

1. Développement parthénogénétique des gamètes restants.
   a, gamète restant au stade uninucléé (un seul pyrénoïde); *b*, première division du noyau (*m.*, métaphase vue de profil); *c* et *c'*, premier cloisonnement transversal (début de formation d'appareil prostré) (un ou trois noyaux quiescents dans chaque cellule); *d*, stade bicellulaire plus avancé, noyaux gonflés (phase préparatoire à la prophase); *e*, individu parthénogénétique (hauteur environ : 0,5 cm) (*sto.*, rhizoïde stolonifère; *r. d.*, rameau dressé).
2. Développement des zygotes à caryogamie immédiate.
   a, zygote âgé de 48 heures, montrant un noyau et deux pyrénoïdes dans le plaste, mais le stigma a disparu; *b*, germination de zygotes âgés de 3 jours; *c*, zygotes âgés de 7 jours (*e. e.*, enveloppe de l'embryospore) (*a* et *b* : coloration au carmin acétique; *c* : observation vitale).
3. Germination de zygotes à caryogamie tardive.
   a, zygote âgé de 7 jours, dont le deux pronucléii n'ont pas encore fusionné; *b*, début du développement des zygotes (même échelle que 2). Age : 13 jours (*n.* : noyau).
4. Zygote d'aspect codioloïde âgé d'au moins un mois, muni d'un long stipe *(sti.)*.

immédiat, et entouré déjà d'une paroi cellulosique, ne s'allonge pas, mais émet une protubérance dans laquelle se déverse le contenu cellulaire. Cette émergence ne tarde pas à se transformer en une sorte d'ampoule, comme dans le cas précédent, laissant derrière elle un stipe incolore, terminé par l'enveloppe vide du zygote (fig. *41*, 3). Fan (1959), pour l'espèce américaine à caryogamie tardive, a figuré des stades analogues, mais ce phénomène n'a pas fait de sa part l'objet d'interprétations.

Nous avons observé ce type de germination chez des zygotes âgés de 7 et même de 13 jours, montrant l'importance de ce mécanisme retardateur dans l'évolution du zygote et suggérant l'idée que dans la vie de ces Algues existe la possibilité d'un état micto-haploïde prolongé. Nous y reviendrons plus loin.

B. — Développement ultérieur (fig. *41*, 4). — A partir de ce stade, le développement ultérieur de tous les zygotes se déroule de la même façon. Tout en augmentant de volume, ils demeurent toujours unicellulaires; leur noyau unique ne subit jamais la mitose végétative. Après un mois (photo 3, pl. VIII), on observe *dans le même lot de culture*, outre des individus parthénogénétiques bien développés, mais toujours stériles (photo 2, pl. VIII), des zygotes enkystés bourrés de matières de réserves et des zygotes à cellules allongées cylindriques pourvus d'un long stipe. En aucun cas ces cellules issues de zygotes n'ont dépassé le stade unicellulaire. Nous avons réussi à les maintenir en culture durant 3 mois (jusqu'à la fin de juin), mais elles sont restées stationnaires, sans jamais sporuler — quoique soumises à des conditions thermiques variables (de +5° C à +20° C).

Interprétant nos résultats, annoncés dès 1957, Hollenberg (1958) et Fan (1959) ont affirmé que le stade unicellulaire, « the vesicular stage », provenant du zygote de l'*Acrosiphonia spinescens* ait produit directement l'Algue filamenteuse ramifiée. Cette constatation est aberrante, basée sans doute sur une confusion avec le développement parthénogénétique des gamètes. Quant au *Spongomorpha coalita*, ses gamètes ne paraissent pas pouvoir se développer parthénogénétiquement, à en juger par les résultats obtenus par Fan. Cependant, selon Hollenberg, les *zygotes âgés* seraient susceptibles de produire, sans l'intermédiaire de cellules nageuses, des Algues filamenteuses ramifiées. On peut se demander s'il ne s'agit pas là, précisément, d'un *développement parthénogénétique* mal contrôlé, ou d'un développement en quelque sorte micto-haploïde, à partir de zygotes, avec suppression de caryogamie. Mais chez cette espèce, la fusion des noyaux gamétiques peut être tardive (Fan, 1959). L'hypothèse du développement micto-haploïde du zygote est basée sur le fait déjà signalé chez l'*Acrosiphonia spinescens* relatif au retardement de la caryogamie, dans le zygote, pouvant porter sur plusieurs jours. La signification exacte de ce fait soulève néanmoins une difficulté : en effet les gamètes, subis-

sant incontestablement un développement parthénogénétique, se confondent facilement, après la première division nucléaire, avec des zygotes non caryogamiques.

C. — Discussion et conclusion. — L'étude du comportement des zygotes en culture permettrait donc de conclure :

— que l'*Acrosiphonia spinescens, gamétophyte haploïde* produisant seulement des gamètes, pourrait persister dans la nature *pendant la belle saison, tout au moins sous forme d'individus unicellulaires et coccoïdes, issus de zygotes et donc diploïdes.*

— De plus, la *parthénogenèse* permettrait une *multiplication abondante et immédiate des gamétophytes pendant la période printanière.*

Que peut-on alors déduire de ces résultats si l'on envisage le cycle ontogénique de cette espèce ?

Il est évident que l'on n'a pas ici affaire à un cycle monogénétique diploïde, avec méiose au moment de la gamétogenèse, comme chez le *Cladophora glomerata* par exemple, puisque le développement parthénogénétique chez l'*Acrosiphonia spinescens* a montré que le gamétophyte était haploïde, ce qui était en parfait accord avec les résultats obtenus auparavant, et relatifs à l'absence de méiose lors de la formation des gamètes.

Restent alors deux possibilités.

Le cycle serait :

— soit *monogénétique haploïde* avec réduction chromatique lors de la germination des zygotes, comme par exemple chez la Spirogyre;

— soit *digénétique haplodiplophasique,* comme dans la majorité des *Cladophora* marins, avec formation dans un sporophyte, identique ou non au gamétophyte, de spores réductionnelles.

La première possibilité s'est révélée improbable, car les individus unicellulaires diploïdes n'ont jamais produit, en culture, l'Algue filamenteuse.

Le cycle ontogénique de l'*Acrosiphonia spinescens,* selon ces résultats, ne peut être que digénétique. De plus, étant donné que le sporophyte unicellulaire ne produisait jamais directement un individu filamenteux, et surtout à cause de la grande analogie qu'il offrait avec les zygotes germés de l'*Urospora mirabilis* tels que Jorde (1933) les avait décrits et figurés, *tout laissait penser que le sporophyte de l'*Acrosiphonia spinescens *ne dépassait jamais le stade unicellulaire.*

Ce sporophyte unicellulaire devait exister dans la nature et il s'agissait donc de le découvrir.

A ce point précis de nos travaux, des recherches entreprises indépendamment des nôtres par Fan (1957) aux Etats-Unis, sur un *Codiolum* de Californie, et confirmées ultérieurement (1959), étaient en cours. Visant à vérifier les résultats obtenus par Jorde (1933) sur le cycle de l'*Urospora,* elles laissaient suggérer que la forme californienne du *Codiolum* rapportée à tort au *Codiolum petrocelidis* Kück

auquel elle ressemble en effet, beaucoup, était capable d'engendrer des spores qui, en germant, donneraient directement non un *Urospora*, mais, chose inattendue, le *Spongomorpha coalita;* le stade de spores mobiles à partir du *Codiolum* n'avait encore jamais été vu, mais les résultats de Fan étaient en parfait accord avec nos résultats préalablement obtenus sur la reproduction de l'*Acrosiphonia spinescens*, relatifs au comportement des zygotes, et confirmait, en outre, l'évolution des zygotes en culture.

Nos études ultérieures se sont donc logiquement portées sur le seul représentant du *Codiolum* connu sur le littoral breton, le *Codiolum petrocelidis*, endophyte dans le *Petrocelis cruenta* qui, désormais, se présentait comme sporophyte probable de l'*Acrosiphonia spinescens*.

2° Reproduction du Codiolum petrocelidis. Mise en évidence de sa nature de sporophyte de l'Acrosiphonia spinescens.

Successivement rattaché aux Chlorococcacées, Cladophoracées et Botrydiacées, le *Codiolum petrocelidis* a toujours été considéré, à la suite des travaux de Kuckuck à Héligoland (1894, 1897), comme une espèce indépendante parmi les Algues vertes. Cependant, peut-être à cause de son état endophyte qui rend son observation directe extrêmement incommode, tous les problèmes relatifs à sa reproduction n'avaient pratiquement jamais été abordés.

Prélèvement. — En effet, son prélèvement dans la nature consiste à détacher, avec un ciseau et un marteau, un morceau de substrat rocheux recouvert de l'Algue-hôte encroûtante, le *Petrocelis cruenta*. Puis au laboratoire, avec un scalpel, on râcle au hasard l'enduit rouge de l'Algue-hôte. Les fragments prélevés sont montés sur lame dans une goutte d'eau de mer et dissociés sous lamelle. On peut alors avoir la chance de rencontrer dans le champ microscopique les enclaves ovoïdes vertes du *Codiolum petrocelidis* enserrées entre les filaments dressés de l'Algue rouge (photo 1, pl. IX).

Des prélèvements périodiques, effectués à la Pointe de Bloscon, près de Roscoff, et s'étendant sur un cycle saisonnier complet (du printemps au printemps), suivis d'examens microscopiques et de cultures conditionnées au laboratoire à Paris, nous ont permis de déterminer la période de fructification du *Codiolum petrocelidis* dans cette région. Cette époque se situe de façon constante, au début de l'hiver, à partir de la mi-décembre, après une période automnale stérile, puis, de façon facultative, tardive, au cours du printemps et peut-être durant l'été. Ceci nous amène à considérer le mode de reproduction pendant ces deux différentes périodes.

1° La reproduction en hiver. — Pendant trois hivers consécutifs, nous avons pu constater que la reproduction hivernale était absolument obligatoire dans la vie du *Codiolum petrocelidis*, et qu'elle s'accomplissait chaque année selon un mode invariable.

A. — Mise en culture. — Nous avons au laboratoire, à Paris, repéré des individus fertiles du *Codiolum petrocelidis* (photo 1, pl. X); nous les avons isolés sous la loupe avec un très fin pinceau d'aquarelle, et mis en culture en milieu nutritif dans des boîtes de Pétri. Ou bien des lambeaux d'Algue-hôte avec ou sans substrat ont été déposés dans des cristallisoirs renfermant, le long de leurs parois verticales, des lames de verre dressées.

B. — Les spores. — En surveillant attentivement les cultures ainsi montées, surtout au cours des premières heures de la matinée, nous avons réussi à capturer les spores et à les monter sur lames.

La taille de ces zoospores est relativement grande et constante (5 $\mu \times 7$ μ). Elles sont ovoïdes ou arrondies et manifestent un phototactisme positif très net. Chacune est très nettement munie de 4 flagelles (phot. 3, pl. X, fig. *42*, 1), environ deux fois plus longs que le corps du zoïde et insérés sur une papille flagellifère. Le plaste unique occupant la partie postérieure du zoïde renferme un pyrénoïde et un stigma composé d'un double chapelet. Une grande quantité de globules lipidiques occupe la partie antérieure de la zoospore. Ces observations précisent celles effectuées par Kuckuck (1897) sur le *Codiolum petrocelidis* d'Héligoland.

C. — Développement des zoospores. — Les zoospores émises se fixent rapidement par leur papille antérieure, perdent leurs flagelles et commencent immédiatement à se développer, en formant soit une grosse cellule sphérique, soit un siphon allongé. Les zoospores retenues dans leur cyste ou au voisinage de ce dernier se comportent de la même manière (phot. 2, pl. X).

Mais au lieu de demeurer au stade unicellulaire et de redonner de nombreux individus coccoïdes, analogues au *Codiolum* dont elles proviennent, ces cellules se cloisonnent bientôt pour produire soit des massifs cellulaires irréguliers, soit des protonémas appliqués au substrat par une substance mucilagineuse (fig. *42*, 2 à 8).

Puis se dressent des filaments, d'abord simples, ensuite ramifiés, qui rappellent l'édification de l'appareil végétatif des individus parthénogénétiques de l'*Acrosiphonia spinescens*. L'observation de la structure cellulaire ne fait que confirmer le fait qu'il s'agit bien, là aussi, de l'*Acrosiphonia spinescens* : plaste pariétal unique fenestré à plusieurs pyrénoïdes polypyramidaux, cellules plurinucléées.

En culture, au laboratoire, la plasticité morphologique, sans doute aussi les conditions bien différentes du milieu naturel (stations battues du littoral), ne permettent jamais d'obtenir des individus aussi déve-

loppés que dans la nature. Ils présentent, de plus, une ramification très irrégulière. Leurs dimensions sont plus réduites.

Après environ 2 mois de culture en laboratoire, l'appareil dressé semble avoir atteint son développement maximum, tandis que les rhizoïdes s'accroissent avec exubérance d'une manière tout à fait anarchique.

Nous avons ainsi pu conserver vivants, au laboratoire et en grande abondance, des individus adultes, pendant plus de 12 mois, mais toujours à l'état stérile.

Néanmoins l'étude de la reproduction en hiver, du *Codiolum petro-*

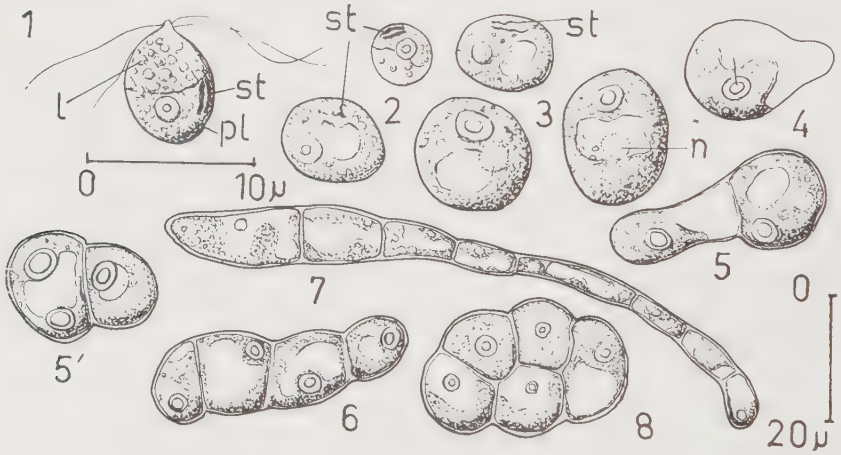


Fig. 42. — *Codiolum petrocelidis* : germination de la zoospore.

1. Zoospores quadriflagellées (*pl.*, plaste à un pyrénoïde; *st.*, stigma double; *l.*, lipide).
2. Zoospores fixées montrant la résorption du stigma.
3. Accroissement du volume des zoospores.
4. Début de germination.
5 et 5′. Premier cloisonnement transversal de la zoospore (âge 15 jours) (à comparer avec figure 41, 1 *c* et *c′*).
6 et 7. Formation des filaments protonématiques.
8. Formation d'un massif pluricellulaire monostromatique (*n.*, noyau). (Observation vitale.)

celidis, nous permet d'apporter le fait nouveau suivant : *le* Codiolum petrocelidis, *prétendue espèce, représente, en réalité, le tronçon sporophytique de l'*Acrosiphonia spinescens (1).

2° ***La reproduction au printemps.*** *Possibilité éventuelle d'une reproduction directe du* Codiolum petrocelidis. — Outre la reproduc-

(1) Après avoir établi le rapport entre le *Codiolum petrocelidis* et l'*Acrosiphonia spinescens*, nous n'avons pas manqué de remarquer dans la nature que, si l'on trouve des *Acrosiphonia*, il y a toujours à leur voisinage des étendues de croûte de *Petrocelis*. Parfois même, on rencontre des touffes d'*Acrosiphonia* poussant directement sur celles-ci.

tion d'hiver, nous avons recueilli des faits en faveur d'une reproduction directe de cette Algue, qui s'effectuerait au cours des mois de printemps. Mais, sans doute, *ce mode de reproduction est-il facultatif*, car nous ne l'avons rencontré qu'une seule fois au cours de nos recherches portant sur plusieurs années.

En effet, vers la fin de mars 1958, à Roscoff, alors que la végétation de l'*Acrosiphonia* était déjà à son apogée, nous avons trouvé dans le *Petrocelis cruenta*, à la pointe de Bloscon, des individus fertiles du *Codiolum*.

Emission de spores; devenir des individus unicellulaires. — Placés en culture, selon le procédé précédemment décrit, les individus fertiles ont émis des spores qui ont germé, soit sur le bord des cuves, soit au voisinage des sporocystes, en produisant non pas des filaments cloisonnés comme les zoospores d'hiver, mais des individus unicellulaires d'aspect codioloïde.

Parfois, ces cellules offrent des formes très irrégulières qui ne sont pas sans rappeler le *Gomontia*, tout en présentant le caractère cytologique (par exemple la structure polypyramidale du pyrénoïde) rencontré chez le *Codiolum*.

Transférés à Paris, au début de mai et mis en culture conditionnée, certains des individus unicellulaires ainsi obtenus n'ont pas tardé à sporuler à leur tour (phot. 4, pl. X).

La libération des spores est assurée par une ouverture latérale et le contenu du sporocyste est expulsé d'un seul coup. Comme dans le cas de l'*Acrosiphonia*, la mobilité des spores n'est déclenchée qu'au contact de l'eau de mer. Nettement quadriflagellées, ces spores présentent, en plus, des dimensions analogues (7 $\mu \times 4\ \mu$) et une structure identique à celle des spores d'hiver.

En culture, ces zoospores n'ont pas produit des Algues filamenteuses. Tout en grossissant, elles sont demeurées encore à leur état unicellulaire pendant plusieurs mois avant de périr.

Ces observations, si elles ne permettent pas d'affirmer catégoriquement la possibilité d'une reproduction directe du *Codiolum petrocelidis* par zoospores quadriflagellées au cours des mois printaniers, montrent incontestablement que la sporulation chez cette Algue ne se produit pas exclusivement au début de l'hiver. Ces constatations sont, en outre, en accord avec le fait que des zoospores ont été observées chez le *Codiolum petrocelidis* de Roscoff au mois de juillet (J. Feldmann, 1954 *b*), à une époque où il n'y a aucune trace de l'*Acrosiphonia* dans la nature.

Nous tenons donc pour hautement vraisemblable que le *Codiolum petrocelidis*, sporophyte indiscutable de l'*Acrosiphonia spinescens*, est capable de se reproduire durant la belle saison par zoospores quadriflagellées qui, en germant, engendrent directement des nouvelles générations sporophytiques.

3° *Conclusion sur le cycle ontogénique* de l'Acrosiphonia spinescens.

L'hypothèse précédemment formulée à la lumière des résultats obtenus sur la gamétogenèse et sur la reproduction de l'*Acrosiphonia spinescens* s'est donc révélée exacte.

La reproduction de cette espèce s'effectue selon un cycle fondamental digénétique marqué par l'alternance hétéromorphe de générations entre :

a) L'Acrosiphonia spinescens, *gamétophyte pluricellulaire haploïde, monoïque ou subdioïque, producteur de gamètes isogames ou subisogame,* et

b) *Le* Codiolum petrocelidis, *sporophyte unicellulaire, forcément diploïde, producteur de zoospores quadriflagellées, sans doute méiotiques, et engendrant directement une nouvelle génération gamétophytique.*

En outre, chaque génération est susceptible de se reproduire indépendamment : *le gamétophyte,* par un développement parthénogénétique haploïde à partir de gamètes assurant l'apparition d'une nouvelle génération gamétophytique; *le sporophyte,* probablement aussi, par un développement direct des zoospores quadriflagellées en redonnant, de son côté, une nouvelle génération sporophytique.

Ce cycle de reproduction confirme et élucide le problème posé par le cycle saisonnier de l'*Acrosiphonia spinescens* à Roscoff, et notamment son éclipse dans la nature qui, à priori, semblait si énigmatique (fig. *43*).

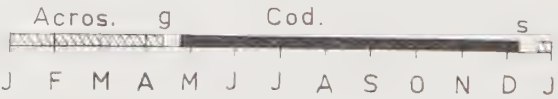


Fig. 43. — *Schéma montrant le cycle saisonnier du couple* Acrosiphonia spinescens-Codiolum petrocelidis *dans la région de Roscoff* (*s.*, sporogenèse; *g.*, gamétogenèse).

En effet, l'*Acrosiphonia spinescens,* gamétophyte, commence son existence au début de l'hiver, accomplit sa période de végétation pendant cette saison ; au printemps suivant, il se reproduit à la fois par voie asexuée et sexuée, cette dernière aboutissant à la formation des zygotes. Ceux-ci deviennent endophytes dans l'Algue rouge encroûtante, le *Petrocelis cruenta* où, par développement codioloïde, ils engendrent le *Codiolum petrocelidis,* considéré par conséquent à tort comme espèce autonome. Ce sporophyte unicellulaire de l'*Acrosiphonia spinescens,* après une reproduction directe et facultative durant la belle saison, produit, au bout de 10 mois de vie endophyte, des zoospores quadriflagellées qui assurent enfin l'apparition d'une nouvelle génération gamétophytique de l'*Acrosiphonia* dans la nature.

II. — REPRODUCTION ET ÉTABLISSEMENT DU CYCLE ONTOGÉNIQUE DU SPONGOMORPHA LANOSA

Les problèmes posés par la reproduction et le cycle ontogénique de cette espèce étaient analogues à ceux de l'*Acrosiphonia spinescens*, car le *Spongomorpha lanosa* n'est pas visible dans la nature pendant environ 10 mois de l'année.

Ce comportement particulier de l'Algue avait déjà intrigué les anciens auteurs, notamment Thuret et Bornet (1878), auxquels sont dues à peu près les seules observations relatives à ce problème. Voici ce que ces auteurs écrivent à ce propos : « On trouve souvent, immergées dans le tissu cortical (de *Polyides*) de grandes cellules ovoïdes, renfermant de la chromule verte. Celles-ci n'appartiennent point au *Polyides*. Ce sont des germinations du *Cladophora lanosa* Kütz, dont les zoospores se sont fixées sur les rameaux du Polyides pendant l'été, et sont destinées à se développer le printemps suivant » (p. 75).

Cette remarque tout à fait judicieuse, et pas très éloignée de la vérité, n'avait cependant pas été suivie d'étude particulière sur la reproduction de l'Algue, de sorte que les problèmes posés étaient loin d'être résolus.

1° Reproduction du Spongomorpha lanosa *et mise en évidence de sa nature gamétophytique.*

1° Reproduction. — Par les mêmes méthodes d'études précédemment décrites pour l'*Acrosiphonia spinescens*, nous avons obtenu chez le *Spongomorpha lanosa*, au laboratoire de Roscoff, des émissions de zoïdes. Ils sont positivement phototactiques, formant une frange verte sur le bord éclairé d'un cristallisoir, où on peut facilement les repérer.

A. — Morphologie et cytologie du zoïde. — De dimensions remarquablement constantes, de l'ordre de 5 μ de largeur et de 11 μ de longueur, les zoïdes sont piriformes comme ceux de l'*Acrosiphonia* (fig. 44, 1). Chacun possède deux flagelles, dépourvus de mastigonèmes, insérés dans une papille peu marquée. Les flagelles sont environ deux fois plus longs que le corps du zoïde. Le plaste pariétal en forme de coupe est logé dans sa moitié postérieure; il renferme un pyrénoïde et un stigma rouge, latéral, allongé, composé de deux chapelets parallèles de granulations. Après coloration nucléaire, on décèle le noyau situé invariablement dans la région médiane du zoïde.

Par leur structure, ces zoïdes présentent donc la configuration classique de la cellule nageuse des Algues vertes. Nous voyons qu'ils

offrent, en outre, beaucoup d'analogie avec les zoïdes de l'*Acrosiphonia spinescens*.

En aucun moment nous n'avons rencontré dans les émissions des zoospores quadriflagellées.

B. — Comportement des zoïdes. — Dans un lot d'émission provenant de plusieurs touffes d'Algues, les zoïdes nagent d'abord librement pendant un temps très court. Très rapidement, ils s'accolent par leur

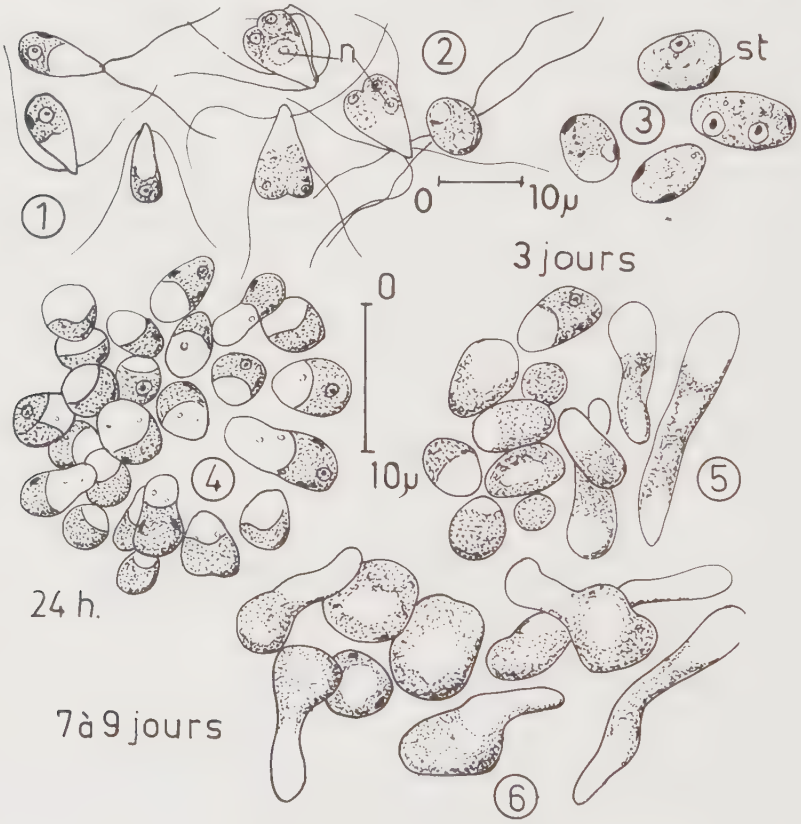


Fig. 44. — *Spongomorpha lanosa* : reproduction.

1. Gamètes biflagellés, chacun montrant un plaste postérieur renfermant un pyrénoïde et un stigma.
2. Planozygotes quadriflagellés : isogamie parfaite et caryogamie normale (*n.*, noyau). (Coloration au carmin acétique.)
3. Zygotes fixés montrant deux stigmas.
4, 5 et 6. Stades progressifs de la germination des zygotes.

papille, deux par deux, puis se fusionnent latéralement pour former un planozygote (fig. 44, 2, et photo 4, pl. XIII). Généralement, ces attractions s'effectuent dans un amas globuleux de plusieurs dizaines d'individus (phot. 3, pl. XIII).

Ces zoïdes sont donc des gamètes qui copulent par planogamie isogame.

Les planozygotes, munis de quatre flagelles et deux stigmas, deviennent négativement phototactiques et se dirigent vers la face la moins éclairée du récipient. Ils ralentissent alors leur mouvement pour se fixer par leur partie antérieure, en rabattant en arrière leurs flagelles, qui ne tardent pas à tomber. Parfois, on voit cependant que les planozygotes en amas de copulation ne se dispersent pas, mais se fixent sur place.

Après coloration nucléaire, nous avons constaté que la fusion des noyaux gamétiques s'opère au cours de la planogamie (fig. 44, 2 n). La précocité avec laquelle se réalise la caryogamie dans ce cas, est en rapport direct avec la position régulière du noyau dans le zoïde et l'isogamie stricte, contrairement à ce que nous avons rencontré chez l'*Acrosiphonia spinescens*.

C. — Sexualité. — Des copulations ne se réalisent jamais entre gamètes issus de même thalle. En effet, à plusieurs reprises, nous avons isolé des rameaux fertiles en gouttes pendantes. Malheureusement, les émissions ne sont jamais suffisamment simultanées pour permettre l'établissement d'un tableau de confrontation, mais nous avons pu constater que les gamètes libérés d'un même thalle ne copulent jamais entre eux, contrairement à ce qui se passe dans les mêmes conditions chez l'*Acrosiphonia spinescens*. Ce fait suggère donc fortement que l'espèce n'est pas monoïque, mais, sans doute, *dioïque*. Dans certains lots d'émission provenant d'individus différents, nous avons remarqué que les copulations peuvent être extrêmement actives : presque tous les gamètes copulent et le lot est à peu près entièrement transformé en zygotes.

2° Evolution des zygotes en culture. — Placés en culture, selon le procédé usuel, on constate tout d'abord que les gamètes restants n'ayant pas copulé ne se développent pas, mais dégénèrent en se vacuolisant. Ce fait est particulièrement évident dans le cas de gamètes isolés dans une goutte pendante. *Il n'y a donc pas de développement parthénogénétique chez cette espèce.*

Quant au développement des zygotes, il rappelle beaucoup celui de l'*Acrosiphonia spinescens*. Il en diffère néanmoins par l'absence de formation pédicellaire. Tout en accroissant son volume, le zygote germe sans délai, émet un siphon incolore et se transforme peu à peu en une grosse cellule, soit sphérique, soit piriforme (fig. 44, 4, 5, 6, et photo 6, pl. XIII). Sans jamais se cloisonner, ni sporuler, ces zygotes ont vécu au laboratoire durant 3 mois environ, avant de périr.

Conclusion sur la reproduction du **Spongomorpha lanosa.** Cette étude nous a donc permis d'établir chez cette espèce l'existence d'une *reproduction sexuée*, caractérisée par une *planogamie isogame* à caryo-

gamie normale. L'espèce se révèle en outre *dioïque*. Mais tout permet d'admettre l'absence totale d'une reproduction directe par zoospores ou par gamètes parthénogénétiques.

D'autre part, comme il a été établi précédemment que la gamétogenèse chez cette espèce s'opérait *sans* méiose, les *gamètes* ne peuvent être qu'*équationnels*. Il est donc ainsi permis d'affirmer que les thalles du *Spongomorpha lanosa* correspondent à des *gamétophytes* et sont obligatoirement *haploïdes*.

Quant aux zygotes, leur comportement en culture offrait une analogie extrêmement frappante avec ce qui avait été rencontré chez l'*Acrosiphonia spinescens*, de sorte que l'on pouvait penser qu'il s'agissait là aussi d'une forme d'éclipse dans la vie du *Spongomorpha lanosa*.

Mais il était donc certain, d'autre part, que les *enclaves coccoïdes* vertes observées par THURET et BORNET *(l. c.)* dans le tissu cortical du *Polyides rotundus*, ne pouvaient être (si elles appartenaient vraiment au *Spongomorpha lanosa*) des zoospores germées de l'espèce. Ces cellules volumineuses pouvaient, par contre, selon les résultats obtenus, provenir des *zygotes*. Il était donc hautement probable que le sporophyte de cette espèce se présenterait aussi sous une forme coccoïde. Mais il restait alors à l'identifier et à connaître sa reproduction.

2° *Identification du* Chlorochytrium inclusum *comme sporophyte du* Spongomorpha lanosa. *Etude de sa reproduction.*

Il était logique de porter toute notre attention sur les enclaves coccoïdes vertes endophytes du *Polyides rotundus*, et tout particulièrement pendant les mois précédant immédiatement l'apparition du *Spongomorpha lanosa* dans la nature.

Outre l'interprétation de THURET et BORNET *(l. c.)* concernant ces inclusions cellulaires, on les avait successivement attribuées aux organes reproducteurs de l'Algue rouge, à des individus cellulaires parasites (COHN, 1875), puis enfin au *Chlorochytrium inclusum* (Chlorococcale) (LEVRING, 1935; KYLIN, 1949), espèce distincte décrite par KJELLMAN (1883, p. 320) comme endophyte de *Dilsea edulis* de l'Océan Arctique, mais signalée depuis dans diverses autres Algues de l'Atlantique Nord, comme nous l'avons précédemment écrit (p. 41).

*
**

Au mois de janvier, alors que le *Spongomorpha lanosa* n'est pas encore apparu dans la nature, on trouve, aux alentours de Roscoff ou de Saint-Malo, des *Polyides rotundus* dont le tissu cortical renferme

des enclaves vertes. Ces grosses cellules (fig. 22, 3, et phot. 1, pl. XIV), qui se rencontrent également, mais beaucoup plus rarement, dans le *Dilsea edulis* de ces mêmes régions, correspondent tout à fait à l'Algue décrite par Kjellman comme une espèce autonome, le *Chlorochytrium inclusum*.

En réalité, cette Algue s'éloigne nettement, par son plaste purement pariétal et à plusieurs pyrénoïdes, des autres *Chlorochytrium*, par exemple le *Chlorochytrium Lemnæ*, à plaste étoilé de type radicalement différent. De plus, le *Chlorochytrium inclusum* renferme de nombreuses gouttelettes lipidiques, comme le *Codiolum petrocelidis*, alors que de telles gouttelettes semblent faire défaut chez les autres *Chlorochytrium*. Toutefois, la morphologie du plaste semble très variable dans le genre *Chlorochytrium*, selon les espèces.

Ces caractères cytologiques permettaient de supposer que le *Chlorochytrium inclusum* ne présentait qu'une convergence morphologique avec les autres espèces du genre. Mais pour le démontrer pleinement, il fallait connaître son mode de reproduction.

1° Reproduction du **Chlorochytrium inclusum.** — C'est au mois de février que l'on rencontre dans la nature des *Chlorochytrium* fertiles. Ils sont surtout localisés dans les portions âgées de l'Algue-hôte où l'on arrive à les repérer exactement à la loupe, en lumière réfléchie, comme des enclaves vertes, enchâssées dans la masse tissulaire rouge du *Polyides rotundus*.

Obtention et structure des zoïdes. — A l'état mûr, les zoïdes, résultant de la segmentation irrégulière de la totalité du territoire cellulaire, se trouvent en grand nombre repoussés vers le haut de la cellule où ils forment une sorte de tonnelet, tandis que le reste de la cellule est optiquement vide et insensible aux colorants vitaux (fig. 45). Nous retrouvons donc ici le même phénomène occasionnellement rencontré chez le *Codiolum petrocelidis*.

Pendant longtemps, nous avons cru que ces zoïdes étaient akontes, car généralement ils germent sur place sans être libérés. Mais grâce au microscope interférentiel, nous avons pu nous rendre compte, après avoir provoqué leur libération en écrasant des individus fertiles, isolés, qu'ils offraient en réalité toutes les caractéristiques de la cellule nageuse chez les Chlorophycées.

En effet, dans ces conditions, chaque zoïde se présente sous forme plutôt ovoïde, long d'environ 5 μ, et incontestablement muni de *quatre flagelles*, à peu près deux fois plus longs que le corps du zoïde, et insérés sur une papille flagellifère (photo 2, pl. XIV). *Ce sont donc indiscutablement des zoospores.* Chacun possède, en outre, un plaste unique cupuliforme renfermant un stigma double très visible et un pyrénoïde. Ces zoospores rappellent donc fortement celles du *Codiolum petrocelidis*.

Après leur libération forcée, il peut arriver que les zoospores deviennent mobiles. On constate alors qu'elles nagent pendant un temps relativement court, puis se fixent pour ensuite perdre très rapidement leurs flagelles.

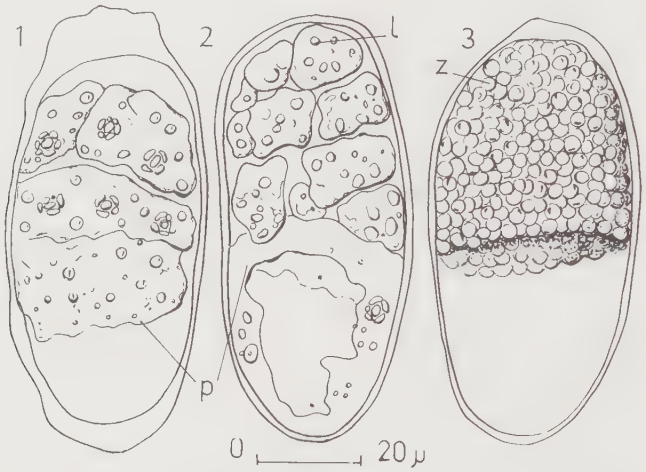


Fig. 45. — *Sporogenèse chez le* Chlorochytrium inclusum.
1 et 2. Segmentation du contenu cellulaire.
3. Individu fertile : les zoospores sont repoussées vers le haut de la cellule.

2° ***Devenir des zoospores du* Chlorochytrium inclusum, *en culture.*** — Nous avons mis en culture, d'une part, des individus fertiles isolés de leurs hôtes par microdissection, et d'autre part, des individus directement avec leurs hôtes, afin de comparer l'évolution des zoospores.

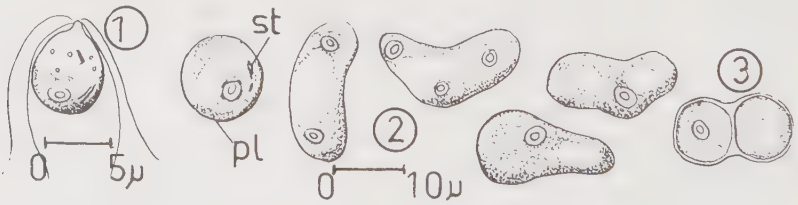


Fig. 46. — *Germination des zoospores du* Chlorochytrium inclusum.
1. Zoospores quadriflagellées : plaste postérieur renfermant un stigma double et un pyrénoïde.
2. Début de germination de zoospore.
3. Premier cloisonnement transversal (*pl.*, plaste; *st.*, stigma en voie de désorganisation).

A. — Individus libres. — Dans ce cas, les zoospores sont évacuées de leurs sporocystes, car on les trouve dans une boîte de Pétri, fixées soit au fond, soit, et surtout, sur le bord éclairé, manifestation de leur phototactisme positif. Ces spores germent immédiatement, en augmentant d'abord de volume. On voit alors le plaste s'étaler contre toute

la paroi interne, tandis que le stigma se désorganise en granules qui se résorbent peu à peu (fig. *46*). Au bout de 3 jours de culture environ, nous avons trouvé, dans les germinations, des cellules de taille différente et d'aspect allongé, et souvent irrégulièrement délimitées. L'appareil plastidial forme alors une lame pariétale perforée contenant plusieurs pyrénoïdes de type polypyramidal. Mais, comme supposé, au lieu de demeurer unicellulaires, certaines de ces cellules se sont cloisonnées transversalement et nous avons décelé en outre, nettement, sur le vivant, un seul noyau par cellule.

Il était donc désormais établi que les zoospores du Chlorochytrium inclusum, *au lieu de donner de nouvelles générations coccoïdes, engendraient des individus filamenteux à cellules uninucléées,* constatation qui ne fit que se confirmer par la suite.

Le développement ultérieur, comme précédemment indiqué, aboutit à la formation d'un massif cellulaire discoïde, collé au substrat, et plus rarement à la formation d'un protonéma à croissance intercalaire. Cet appareil rampant produit, au bout de 20 jours environ, des rameaux dressés, composés de cellules plus larges et plus riches en chlorophylle que celles de l'appareil rampant; ces rameaux sont, en outre, d'aspect uniformément cylindrique à sommet obtus et non rétrécis vers la base. Puis ces filaments dressés ne tardent pas à se ramifier et, après environ deux mois de culture, nous avons obtenu de belles touffes d'Algues qui offraient tous les caractères morphologiques du *Spongomorpha lanosa.*

L'évolution des zoospores du *Chlorochytrium inclusum* rappelait donc beaucoup celle du *Codiolum petrocelidis* aboutissant au thalle filamenteux de l'*Acrosiphonia spinescens.* Les stades juvéniles se ressemblent à s'y méprendre. Mais à cette similitude morphologique s'opposent des différences de structure cellulaire. Tandis que les filaments issus de zoospores du *Chlorochytrium* sont formés de *cellules rigoureusement uninucléées,* ceux issus de zoospores du *Codiolum* sont composés de *cellules plurinucléées.*

Il ne faisait donc aucun doute que les zoospores du *Chlorochytrium inclusum* pouvaient produire le thalle filamenteux du *Spongomorpha lanosa.*

Une preuve supplémentaire nous a été fournie par les plantules obtenues qui n'ont pas tardé à devenir fertiles en culture au laboratoire (contrairement à l'*Acrosiphonia spinescens,* le *Spongomorpha lanosa* fréquente dans la nature les stations calmes, souvent les cuvettes, conditions proches de celles offertes au laboratoire).

En effet, au bout d'un peu plus de 2 mois de culture, dans la première quinzaine d'avril, donc exactement comme dans la nature, les Algues sont devenues fertiles, en formant des rangées intercalaires caractéristiques des gamétocystes du *Spongomorpha lanosa* (photo 1, pl. XVI). Ces derniers ont émis des gamètes biflagellés qui, par planogamie isogame, ont formé des zygotes qui ne dépassent pas le stade unicellulaire, exactement comme nous l'avions rencontré chez le *Spon-*

gomorpha lanosa récolté dans la nature. A aucun moment ces plantes n'ont produit de zoospores quadriflagellées. Dans tous les cas, les filaments dressés meurent après la fructification, tandis que la propagation végétative par bouturage peut être assurée par les rhizoïdes descendants, comme nous l'avons précédemment décrit.

B. — Individus endophytes. — Dans ce cas, les zoospores sont le plus souvent retenues dans le sporocyste où elles germent sur place, ou à la proximité immédiate de celui-ci (photo 5, pl. XIV).

Comme dans le cas précédent, la germination peut s'effectuer par formation de protonéma rampant, celui-ci localisé alors dans la couche corticale du *Polyides*, et d'où partent vers l'extérieur les filaments dressés, bientôt porteurs de rhizoïdes adventifs. Mais il arrive aussi que les zoospores émettent directement les filaments dressés.

En culture, ces plantes ont produit des gamètes qui se sont comportés de façon identique au cas précédent.

La germination *in situ* explique, d'autre part, l'habitat généralement épiphyte du *Spongomorpha lanosa*. Son habitat libre est beaucoup plus rare comme nous l'avons précédemment indiqué. Il a été décrit comme la variété *uncialis* (Muell.) Thuret. Mais en réalité cette variété ne diffère en aucun point de vue du *Spongomorpha* épiphyte, de sorte que l'on peut penser qu'elle est tout simplement issue de zoospores libérées qui se sont ensuite fixées sur les rochers.

Conclusion sur la reproduction du « Chlorochytrium inclusum ». — Cette Algue, coccoïde et endophyte, considérée par les Algologues comme une espèce indépendante, se reproduit exclusivement par zoospores quadriflagellées qui, en germant, ne produisent jamais de nouvelles générations coccoïdes, mais des individus filamenteux et ramifiés qui ne sont autre chose que le *Spongomorpha lanosa*. *Le* Chlorochytrium inclusum *représente donc le sporophyte de cette espèce.*

3° *Conclusions sur le cycle ontogénique du* Spongomorpha lanosa.

Puisque les problèmes posés par le cycle de reproduction de cette espèce sont identiques à ceux de l'*Acrosiphonia spinescens*, on ne saurait point s'étonner du parallélisme des résultats obtenus.

Le *Spongomorpha lanosa* se reproduit également selon un *cycle digénétique* caractérisé par l'*alternance hétéromorphe de générations* entre :

a) un gamétophyte filamenteux et ramifié, qui est le *Spongomorpha lanosa*;

b) un sporophyte unicellulaire et coccoïde, qui est le *Chlorochytrium inclusum*.

Le gamétophyte, haploïde et sans doute dioïque, produit exclusivement des gamètes qui, après planogamie isogame, forment des zygotes. Ceux-ci, en se développant, donnent le *Chlorochytrium inclusum*, endophyte obligatoire, ne dépassant jamais le stade unicellulaire.

Le sporophyte, à l'état adulte, se transforme par holocarpie en un grand nombre de zoospores quadriflagellées, sans doute réductionnelles, qui germent directement, généralement sur place, en redonnant de nouvelles générations gamétophytiques (1).

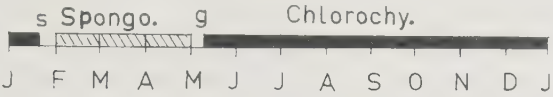


Fig. 47. — *Schéma du cycle saisonnier du couple* Spongomorpha lanosa-Chlorochytrium inclusum *dans la région de Roscoff* (*s.*, sporogenèse; *g.*, gamétogenèse).

Contrairement au cycle de l'*Acrosiphonia spinescens*, il est important de le noter, celui du *Spongomorpha lanosa* ne comporte pas de reproduction accessoire; ce cyle apparaît, en plus, comme le souligne la diécie stricte, beaucoup plus défini.

Le cycle de reproduction explique le cycle saisonnier du *Spongomorpha lanosa* sur le littoral breton. C'est évidemment le *Chlorochytrium inclusum* qui assure la persistance de l'espèce dans la nature, pendant les mois d'éclipse du *Spongomorpha lanosa* (fig. 47).

III. — LES AFFINITÉS DES CYCLES HÉTÉROMORPHES DE L'ACROSIPHONIA SPINESCENS *ET DU* SPONGOMORPHA LANOSA *AU SEIN DES CLADOPHORACÉES*

Sur la figure *48*, nous avons schématisé tous les cycles actuellement connus chez les Cladophoracées, avec leurs complications possibles.

Comparés aux cycles de développement des autres Cladophoracées, ceux de l'*Acrosiphonia* et du *Spongomorpha* (fig. *48*, A et B) offrent des particularités distinctives qui les éloignent nettement des uns, mais les rapprochent des autres :

A. — Comparaison avec le cycle digénétique isomorphe et le cycle monogénétique diplophasique.

Par le dimorphisme très net entre le gamétophyte et le sporophyte, les cycles du *Spongomorpha* et de l'*Acrosiphonia* se distinguent fonda-

(1) Nos résultats concernant l'alternance hétéromorphe de générations chez le *Spongomorpha lanosa* viennent d'être confirmés à Héligoland (P. Kornmann : *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 7, 195-205, 1961). Mais dans cette région le sporophyte unicellulaire a été, selon cet auteur, décrit indifféremment sous le nom de *Chlorochytrium inclusum* et *Codiolum petrocelidis*. Cependant, le cycle de développement de l'*Acrosiphonia* n'a encore pas été étudié à Héligoland.

mentalement du cycle digénétique isomorphe établi chez un grand nombre de *Cladophora*, de même que chez les genres *Rhizoclonium* et *Chætomorpha* (fig. 48, D). Cette différence est encore accentuée dans le cas de cycle monogénétique diplophasique, où la génération gamétophytique à l'état morphologiquement différencié fait défaut

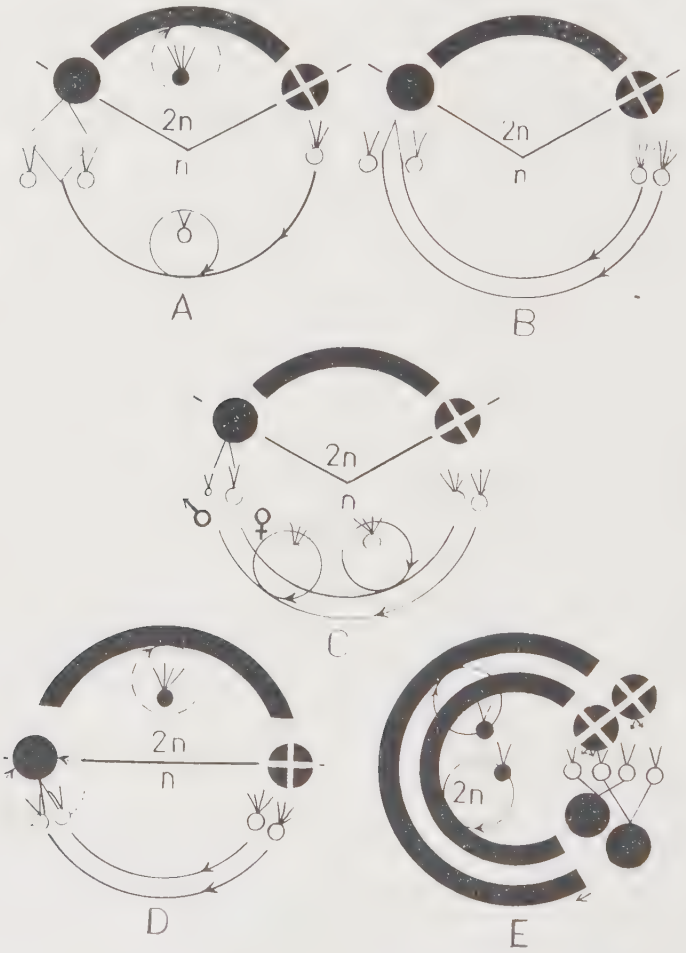


FIG. 48. — *Comparaison des cycles de reproduction actuellement établis chez les Cladophoracées, avec leurs complications possibles.*

A. Cycle digénétique *hétéromorphe de l'Acrosiphonia spinescens.*
B. Cycle digénétique *hétéromorphe du Spongomorpha lanosa.*
C. Cycle digénétique *hétéromorphe de l'Urospora mirabilis.*
D. Cycle digénétique *isomorphe-type du Cladophora* (*Cladophora utriculosa*).
E. Cycle *monogénétique diploïde* (explications dans le texte).

(fig. 48, E). Ces cycles diffèrent, en outre, par l'absence, chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*, de développement parthénogénétique à destination sporophytique. Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, les gamètes parthénogénétiques ne donnent que des générations gamétophytiques.

Par contre, une analogie existe par la possibilité de reproduction directe facultative des sporophytes. Il est intéressant de noter que le gamétophyte ne semble jamais se reproduire directement dans le cycle digénétique isomorphe chez les Cladophoracées.

En somme, ces cycles sont extrêmement différents.

B. — Comparaison avec le cycle digénétique hétéromorphe de l'*Urospora mirabilis* (fig. *48*, C).

Dans ce cas, les schémas fondamentaux des cycles sont identiques, caractérisés par l'existence de gamétophytes filamenteux pluricellulaires, alternant avec des sporophytes unicellulaires. Dans tous les cas, les gamétophytes sont engendrés par des zoospores quadriflagellées, sans doute méiotiques, qui, en germant, forment un thalle filamenteux ramifié, le plus souvent hétérotriche. Les sporophytes résultent, par contre, du développement des zygotes sans que les noyaux caryogamiques subissent des mitoses somatiques; chaque sporophyte est donc réduit à une cellule unique qui, après s'être accrue, devient un sporocyste. Le *Spongomorpha (= Acrosiphonia) coalita* de Californie se rattache également sans doute à ce type (Fan, 1959), quoique l'on n'ait pas encore observé le stade mobile des spores issues des sporophytes unicellulaires.

Mais à côté de l'identité complète des cycles fondamentaux chez ces espèces, on rencontre, par contre, diverses modalités concernant la reproduction accessoire. En effet, chez l'*Acrosiphonia spinescens*, les deux tronçons du cycle sont capables de se reproduire indépendamment : le gamétophyte, par gamètes parthénogénétiques; le sporophyte, par zoospores quadriflagellées, sans doute apoméiotiques. Chez l'*Urospora mirabilis*, cette reproduction est unilatérale, du côté gamétophytique, et s'effectue non par parthénogenèse, mais par zoospores quadriflagellées équationnelles. Enfin, chez le *Spongomorpha lanosa*, ni l'un, ni l'autre tronçon du cycle n'est capable de reproduction directe, ce qui semble également être le cas pour le *Spongomorpha (= Acrosiphonia) coalita* de Californie, à en juger par les résultats obtenus par Fan (1959).

Cette comparaison conduit donc à dégager au sein des Cladophoracées l'existence d'un groupe d'Algues (Urospora, Acrosiphonia, Spongomorpha) *à cycles digénétiques hétéromorphes, qui contrastent fondamentalement avec les autres cycles connus dans la famille.*

CONSIDÉRATIONS THÉORIQUES

Le fait le plus frappant, concernant le dimorphisme des cycles ontogéniques chez l'*Urospora*, le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, est l'extrême réduction morphologique des sporophytes par rapport aux gamétophytes. Comment peut-on interpréter cette hétéromorphie accusée ?

On peut choisir entre deux hypothèses :

1° *Première hypothèse, relative à l'endophytisme des sporophytes.* On sait que chez les Rhodophycées l'hétéromorphie des cycles peut s'expliquer par le parasitisme d'une génération sur la précédente. De façon analogue, on pourrait interpréter la simplification des sporophytes de l'*Acrosiphonia* et du *Spongomorpha* par leur mode de vie particulier. Dans les deux cas, il s'agit en effet d'endophytes obligatoires, et on pourrait donc être tenté d'y voir la raison même de la réduction morphologique des sporophytes. Cette explication perd beaucoup de sa valeur, par contre, quand on considère le sporophyte de l'*Urospora mirabilis*, le *Codiolum gregarium*; celui-ci ne se rencontre jamais à l'état endophytique, mais il est pourtant frappé d'un nanisme presque aussi complet que dans les cas précédents. Il est évident, ici, que le mode de vie n'affecte pas la morphologie du sporophyte.

Nous pensons donc que l'endophytisme n'est pas responsable de la réduction morphologique des sporophytes.

2° *Deuxième hypothèse relative au rapport entre hétéromorphie et hétérotrichie.*

Cette hypothèse, due à Fritsch (1942), a permis d'établir que les cycles hétéromorphes chez les Phéophycées dérivaient des cycles isomorphes par la réduction d'un des tronçons des cycles. J. Feldmann (1952) a magistralement démontré la valeur de cette hypothèse en expliquant l'origine des cycles hétéromorphes chez les Cutlériacées, en particulier chez le couple *Cutleria-Aglaozonia* où l'évolution régressive du sporophyte est manifeste. Ceci lui a permis, d'autre part, d'admettre que le cycle fondamental primitif serait digénétique et isomorphe, point de vue partagé par Chadefaud (1952 *a*, 1960). Dans les cas qui nous occupent, nous avons vu que les gamétophytes représentent une structure hétérotriche comportant deux systèmes de filaments, filaments rampants et filaments dressés perpendiculaires aux premiers. Chez l'*Urospora* nous savons, en outre, que l'appareil rampant, les protonémas (Zwergpflänzchen), sont susceptibles de se reproduire. Conformément à la théorie de Fritsch, on peut donc interpréter les sporophytes unicellulaires comme des thalles hétérotriches, dépourvus non pas seulement de leur filament rampant, mais aussi de leurs filaments dressés. Il s'agirait donc d'une évolution régressive extrêmement poussée, aboutissant à un sporophyte strictement unicellulaire, correspondant à une cellule archéthallienne capable de croître et de se transformer en sporocyste.

Chez l'*Urospora*, le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, nous ne disposons néanmoins d'*aucun fait concret* qui pourrait illustrer cette évolution particulière. Par contre, dans des genres que l'on peut considérer voisins, comme nous le verrons ultérieurement, on peut assister à la réduction progressive du sporophyte. C'est le cas du genre *Stigeoclonium*. En effet, chez le *Stigeoclonium subspinosum*, il existe (Juller,

1937) une alternance de générations entre un gamétophyte filamenteux et ramifié de structure hétérotriche et un *sporophyte composé de quelques cellules seulement.* Chez une autre espèce de *Stigeoclonium*, le *Stigeoclonium amœnum*, le gamétophyte conserve une structure analogue, tandis que le *sporophyte ne présente plus qu'une grosse cellule ornementée*, une sorte d'hypnozygote, produisant quatre spores donnant naissance aux nouveaux gamétophytes (Godward, 1942). Un exemple semblable vient maintenant d'être révélé chez les Trentepohliales (Thompson, 1959). En plus, le cycle de certains *Monostroma* (Suneson, 1947), caractérisé par un sporophyte réduit à un zygote accru, pourrait illustrer cette tendance; il en serait de même pour le *Codiolum polyrhizum* Lagerh., Algue perforante qui, selon Kornmann (1959), a été assimilé par Bornet et Flahault (1889) aux organes reproducteurs du *Gomontia polyrhiza*, mais qui représenterait le sporophyte unicellulaire dans un cycle dont le gamétophyte d'aspect parenchymateux n'est toutefois connu qu'au laboratoire.

L'hypothèse de l'évolution simplificatrice du sporophyte s'impose donc fortement chez les Algues vertes à structure hétérotriche. *Il semble parfaitement logique, par conséquent, d'expliquer les sporophytes unicellulaires* de l'*Acrosiphonia*, *Spongomorpha* et *Urospora*, *comme résultant d'un mécanisme d'évolution régressive.*

Il y a lieu de remarquer, d'autre part, qu'un sporophyte réduit, même si cette réduction va à l'extrême, conserve néanmoins la valeur incontestable d'une génération autonome. En effet, certains auteurs (Smith, 1938 *a* ; Widder, 1951 ; Martens, 1954 ; Drew, 1954, 1956) pensent que l'on ne peut parler de génération, si celle-ci n'est pas le siège d'au moins une mitose somatique.

Selon cette définition, le sporophyte unicellulaire dont le noyau unique ne se divise jamais somatiquement, comme c'est le cas présent, n'aurait pas la valeur d'une génération et on aurait affaire à un cycle monogénétique. Ce critère est fort peu adéquat, quand on considère précisément qu'une génération donnée a pu être l'objet d'une réduction morphologique. Il va de soi que la génération ne disparaît pas pour autant. De plus, cette thèse renoncerait à reconnaître l'existence de générations chez les Protistes, de même que chez une Algue aussi évoluée que l'*Acetabularia*, car uninucléés et dépourvus de « phases somatiques ». Le critère « somatique » de la génération est donc à écarter, puisqu'il ne résiste pas aux faits.

Il en résulte que les sporophytes unicellulaires en question peuvent incontestablement être interprétés comme des générations indépendantes appartenant à des cycles ontogéniques d'un dimorphisme remarquablement accentué.

QUATRIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS SYSTÉMATIQUES ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

« La Systématique en effet, science des affinités, a pour objet l'établissement d'une classification traduisant les relations phylogénétiques qui unissent les différents groupes d'êtres vivants. Elle doit tenir compte de leurs affinités multiples, affinités morphologiques bien entendu, mais aussi affinités d'ordre cytologique ou biochimique. C'est, en somme, une synthèse de l'ensemble de nos connaissances sur les êtres vivants et, de ce fait, elle se modifie et se perfectionne sans cesse pour tendre vers cet idéal inaccessible qu'est la classification naturelle. »

J. FELDMANN, 1958.

Les résultats obtenus au cours de nos études comparées nous permettent maintenant d'en apprécier les conséquences systématiques, et de prendre position sur le problème toujours litigieux de la délimitation et de l'unité systématique des Siphonocladales.

CHAPITRE PREMIER

CONSÉQUENCES SYSTÉMATIQUES

I. — HISTORIQUE DE LA SYSTÉMATIQUE DES CLADOPHORACÉES

Avant l'essor même des Sciences Naturelles, au milieu du XIX^e^ siècle, les Cladophoracées ont été confondues, pêle-mêle, sous le nom de *Conferva* (désignation due à PLINE L'ANCIEN), groupant alors toutes sortes d'Algues filamenteuses (LINNE, 1737 - 1753; ROTH, 1797; DILLENIUS, 1741; DILLWYN, 1809; SMITH, 1809-1810; AGARDH, 1824). Certains auteurs doutent même de leur nature végétale (CHANTRANS, 1802).

C'est à KÜTZING (1843) que revient le mérite d'avoir reconnu l'existence de la plupart des genres et des espèces rangés actuellement sous les Cladophoracées. En effet, dans sa dix-neuvième famille d'Algues, celle des *Conferveæ*, nous trouvons les genres suivants : *Rhizoclonium*, *Chætomorpha*, *Cladophora*, *Spongomorpha* et *Ægagropila*. Selon KÜTZING, ce sont les formes filamenteuses ramifiées qui présentent, parmi ces Algues, des affinités intergénériques étroites. D'autre part, J. G. AGARDH (1846) est amené, à propos de la création du genre *Anadema*, à reconnaître le genre *Acrosiphonia* (= *Spongomorpha* Kützing *pro parte*), différent de *Conferva* (= *Cladophora* Kützing) par la croissance intercalaire du thalle. Le genre *Acrosiphonia*, particulièrement représenté dans les pays nordiques, est adopté par les algologues scandinaves (ARESCHOUG, 1853; KJELLMAN, 1893). KJELLMAN consacre à ce genre une étude monographique approfondie, basée sur les 20 espèces reconnues sur les côtes scandinaves. Celles-ci sont réparties, un peu arbitrairement, en deux sous-genres, selon les dimensions des spores : le sous-genre *Malanarthrum* et le sous-genre *Isochrous* dont la largeur des spores est respectivement de 2,5 et 5 μ. Chaque sous-genre comprend ensuite des sections, selon la disposition et la localisation des zoïdocystes. Les études de KJELLMAN constituent une très intéressante contribution à la connaissance de ces Algues et soulignent la différence qu'elles ont avec les *Cladophora*. Plus tard, WILLE (1899, 1900) dédouble le *Spongomorpha* de KÜTZING (*Acrosiphonia* de KJELLMAN, en réalité) en deux types : le premier comprenant les espèces à cellules uninucléées correspondant au sous-genre *Isochrous* de KJELLMAN, pour lequel il maintient le nom générique de *Spongomorpha*, le second comprenant les espèces à cellules plurinucléées correspondant au sous-genre *Melanarthrum* de KJELLMAN, pour lequel il

adopte le nom générique d'*Acrosiphonia*. Ainsi, le genre *Acrosiphonia* J. G. Agardh emend. Kjellmann se trouve divisé en deux genres. Cette subdivision est admise ultérieurement par Boergesen (1902) et par H. Jónsson (1903). Dans notre présent travail, nous nous sommes rallié à ce même point de vue.

Vers la moitié du XIX[e] siècle, sont décrits successivement les genres *Urospora* (Areschoug, 1866), *Spongocladia* (Areschoug, 1853) (actuellement identifié comme *Cladophoropsis*, Papenfuss, 1950), puis le genre *Pithophora* (Wittrock, 1877). En raison de leur structure filamenteuse, ils sont regroupés, sans hésitation, avec les genres précités.

C'est en 1880 que Cohn réunit ces Algues dans une nouvelle famille, celle des Cladophoracées. Auparavant, Hassall (1845) avait proposé la sous-famille des *Cladophoreæ* et Stizenberger (1860) la famille des *Confervaceæ*, adoptée dans la « *Flora europæa* » de Rabenhorst (1868). A l'instigation de Cohn, la famille des Cladophoracées est désormais acceptée par tous les phycologues (De Toni, 1889; Wille, 1911; Oltmanns, 1922, ...), avec des remaniements internes génériques plus ou moins importants.

Mais de nouveaux genres, souvent représentés par une seule espèce et d'affinités douteuses, sont rattachés à la famille des Cladophoracées: *Chætonella* (Schmidle, 1901, cité d'après Printz, 1927), *Wittrockiella* (Wille, 1909), *Arnoldiella* (Miller, 1928), *Lola* (A. et G. Hamel, 1929), proche de *Rhizoclonium*, mais caractérisé par une reproduction hétérogame, *Basicladia* (Hoffmann et Tilden, 1930), *Cladostroma* (Skuja, 1937), *Cladophorella* (Fritsch, 1944).

Dans tous les cas, le caractère majeur, justifiant le groupement de ces Algues dans la famille des Cladophoracées, demeure l'*aspect filamenteux du thalle*. Pour cette raison, la plupart des Algologues pensent que la famille forme un groupe homogène. Cette attitude soulève de graves objections... Ce caractère ne traduit-il pas, plutôt qu'une parenté relativement proche, quelque processus de convergence ou une évolution parallèle des caractères ? Cependant les seuls faits concrets, plaidant en faveur d'une telle hypothèse, sont fournis par les observations anciennes de Kjellman (1893), relatives à l'indépendance de l'*Acrosiphonia*, puis par celles, plus récentes, de Ingerid Jorde (1933) sur le cycle hétéromorphe du couple *Urospora mirabilis-Codiolum gregarium*, contrastant fondamentalement avec le cycle digénétique isomorphe ou monogénétique reconnu jusqu'alors dans toutes les espèces étudiées de la famille.

Ce dernier fait laissait fortement supposer l'*hétérogénéité de la famille des Cladophoracées* (Feldmann, 1954 *a*).

C'est précisément cette hétérogénéité que nos études ont contribué à mettre en évidence, pour ce qui concerne les genres *Spongomorpha*, *Urospora* et *Acrosiphonia*.

Après avoir traité de l'établissement de la nouvelle famille des Acrosiphoniacées, nous rechercherons quelles sont ses affinités.

II. — ÉTABLISSEMENT DE LA NOUVELLE FAMILLE DES ACROSIPHONIACÉES

Nous n'avons pas manqué de remarquer, tout au long de nos recherches, la profonde différence existant entre les genres *Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha* et *Cladophora,* d'une part, et les genres *Acrosiphonia, Spongomorpha* et *Urospora,* d'autre part. En réalité, la ressemblance entre ces deux groupes n'est qu'apparente et ne repose pas sur des affinités étroites.

Bien entendu, toutes ces Algues présentent la structure filamenteuse, ce qui explique qu'elles avaient été souvent rapprochées dans la classification. Mais la morphologie comparée chez les Algues nous interdit, en général, de trop nous fier aux caractères anatomiques superficiels, car ils ne traduisent pas nécessairement une parenté réelle.

— Chez les Cladophoracées, l'étude du développement comparé que nous avons entreprise a mis en évidence deux groupes structuraux différents : le premier caractérisé par une *structure hétérotriche* (protothalle complet) à appareil fixateur rampant *(Urospora; Spongomorpha, Acrosiphonia)*, le deuxième par une *structure homotriche* (protothalle incomplet), sans appareil fixateur rampant *(Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha, Cladophora)*. A ces caractères distinctifs fondamentaux correspond en plus, lors de la germination de la spore, son cloisonnement, précoce dans le premier groupe, très tardif dans le deuxième où, en outre, la spore, avant de se cloisonner s'allonge beaucoup. Les autres caractères d'ordre morphologique (mode de croissance, mode de ramification, structure de l'appareil rhizoïdal) ne rentrent pas en ligne de compte pour définir les deux groupements. Cependant, chez les formes ramifiées, le genre *Cladophora* présente toujours une évection des rameaux, mécanisme qui fait défaut chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia.*

Cette dualité structurale, révélée par la morphologie comparée, permet donc tout de suite de suggérer que la structure filamenteuse de ces Algues ne constitue qu'un caractère apparent sur lequel aucune affinité ne saurait être fondée. Mais ceci devient beaucoup plus manifeste si l'on considère les caractères plus fins de la structure cellulaire.

— Ce sont tout d'abord les *caractères distinctifs* très importants offerts par l'organisation de la cellulose de la membrane, telle qu'elle se révèle par l'étude des diagrammes de diffraction de rayons X :

Tandis que la cellulose native (cellulose I), très cristalline et régulièrement orientée, se rencontre chez le *Cladophora,* le *Chætomorpha,* le *Rhizoclonium,* et sans doute aussi chez le *Lola,* c'est la cellulose II de type probablement mercerisé, très faiblement cristalline et sans orientation, que nous avons décelée chez l'*Acrosiphonia,* le *Spongomorpha* et l'*Urospora.* Non moins importantes sont les différences observées au niveau de l'appareil plastidial. Celui-ci est franchement

de *type archéoplastidié*, composé d'un manchon pariétal plus ou moins largement perforé, mais toujours continu chez les uns (*Acrosiphonia, Spongomorpha, Urospora*), de type *mésoplastidié*, formé de plaques anastomosées en réseau pariétal chez les autres.

En plus, la structure des pyrénoïdes est polypyramidale chez les archéoplastidiés en question, toujours bilenticulaire chez les mésoplastidiés. Les produits du métabolisme pourraient également différer dans les deux groupes, comme en témoigne l'existence d'endochromidies en forme d'aiguilles, observées seulement dans les vacuoles chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*.

Si le nombre des noyaux en lui-même ne constitue pas un caractère distinctif entre les deux groupes, il est remarquable de noter que le rapport des noyaux avec le processus de cloisonnement cellulaire est bien différent selon les cas envisagés. Un lien morphologique intime existe entre la division cellulaire et la division nucléaire chez l'*Urospora*, l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*, même dans les cas des cellules plurinucléées, fait qui rapproche ce mode de cloisonnement de celui de la vraie cellule. Par contre, dans l'autre groupe d'Algues, aucun rapport évident ne s'observe entre ces deux phénomènes, même dans le cas d'articles uninucléés (*Rhizoclonium Kochianum*), ce qui les éloigne beaucoup plus du mode de cloisonnement du type normal.

— A tous ces caractères distinctifs s'ajoutent ceux non moins importants, tirés du mode de reproduction et des cycles ontogéniques.

Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, le *Spongomorpha lanosa* et l'*Urospora mirabilis*, le cycle de développement présente une alternance hétéromorphe de générations, à sporophytes fortement réduits, unicellulaires, considérés depuis longtemps comme espèces indépendantes, sous les noms de *Codiolum petrocelidis*, *Chlorochytrium inclusum* et *Codiolum gregarium*, respectivement. Ces cycles digénétiques hétéromorphes diffèrent radicalement des cycles rigoureusement isomorphes rencontrés chez diverses espèces de *Rhizoclonium*, *Chætomorpha* et de *Cladophora* (excepté *Cladophora glomerata*, à cycle monogénétique diploïde). Alors que la méiose est obligatoirement localisée dans les deux types de cycles digénétiques lors de la sporogenèse, il existe, par contre, quelques différences majeures selon le cas envisagé, dans le comportement nucléaire et, par exemple, dans le nombre des divisions nucléaires précédant la zoïdogenèse. La structure de l'appareil de déhiscence présente aussi des différences notables.

Enfin, il existe chez ces Algues des caractères différentiels importants d'ordre biochimique (O'Donell et Percival, 1959). Alors que l'hydrolyse des polysaccharides hydrosolubles chez le *Cladophora rupestris* donne surtout de l'arabinose et du galactose, celle des polysaccharides de l'*Acrosiphonia centralis* donne surtout du xylose et du rhamnose avec une forte proportion d'acide uronique. En plus, les polysaccharides du *Cladophora rupestris* présentent une rotation positive, tandis que ceux de l'*Acrosiphonia centralis* offrent une rotation négative.

*
**

La concordance de tous les caractères d'ordre morphologique, cytologique et biologique communs aux genres *Urospora, Acrosiphonia* et *Spongomorpha,* mais fondamentalement différents de ceux des genres *Cladophora, Chætomorpha, Lola* et *Rhizoclonium,* nous montre que les uns n'offrent en réalité qu'une ressemblance purement superficielle avec les autres. Ceci nous a paru ***justifier amplement la création, pour les trois premiers genres, d'une nouvelle famille d'Algues que nous avons déjà proposé d'appeler les « Acrosiphoniacées »*** (1)(S. Jónsson, 1959).

Cette famille qui réunit, par conséquent, les genres *Urospora, Acrosiphonia* et *Spongomorpha,* se caractérise donc par :

— l'existence d'un appareil végétatif *hétérotriche* soit simple *(Urospora),* soit ramifié *(Acrosiphonia, Spongomorpha);*

— un appareil plastidial du type *archéoplastidié pariétal* à pyrénoïdes polypyramidaux;

— une membrane dont la cellulose ne montre qu'une faible organisation cristalline;

— des cellules uni ou plurinucléées, mais chez lesquelles les cloisonnements cellulaires transversaux s'effectuent avec l'intervention du ou des noyaux qui se divisent à ce moment;

— un cycle fondamental digénétique fortement hétéromorphe à sporophyte unicellulaire et uninucléé, producteur de zoospores quadriflagellées, sans doute méiotiques, et à gamétophyte filamenteux, générateur de zoogamètes biflagellés iso, sub-iso ou anisogames.

On peut distinguer les genres actuellement placés dans la famille de la façon suivante (2) :

Acrosiphoniacées (S. Jónsson, 1959)

Thalle dressé.	simple	*Urospora.*
	ramifié :	
	a) 1 noyau par cellule.....	*Spongomorpha.*
	b) n noyaux par cellule.....	*Acrosiphonia.*

(1) Den Hartog (1959) a proposé postérieurement le nom de *Codiolaceæ* pour le couple *Codiolum-Urospora.* Ce nom de famille est donc synonyme d'Acrosiphoniacées.

(2) Les noms des genres sont ceux des gamétophytes pouvant être considérés, dans ce cas, comme plus caractéristiques que les sporophytes. Pour désigner les espèces à cycles pléomorphiques, nous adoptons, en outre, le principe multinominal (exemple : *Spongomorpha lanosa-Chlorochytrium inclusum*) et non celui de priorité et strictement binominal proposé par Silva (1957). Ce principe de priorité a l'inconvénient de créer parfois des appellations spécifiques non sensées (exemple : *Codiolum penicilliforme* [Roth.] Silva pour le couple *Codiolum gregarium-Urospora mirabilis* [= *U. penicilliformis*]). De plus, l'échantillon type du *Codiolum gregarium,* par exemple, ne nous indique aucunement ses relations avec l'*Urospora* et encore moins les caractères taxonomiques des gamétophytes. Ce principe contribue aussi à réunir sous un même nom générique des genres différents.

III. — AFFINITÉS DE LA NOUVELLE FAMILLE DES ACROSIPHONIACÉES

Cette famille, nous venons de le voir, n'offre que des analogies superficielles avec les Cladophoracées proprement dites *(Cladophora, Chætomorpha, Lola, Rhizoclonium)*.

La morphologie du plaste, la structure de la membrane, l'éloignent, en outre, complètement des autres Siphonocladales et des Siphonales *s. l.*

En revanche, les Acrosiphoniacées présentent des *affinités multiples* avec les *Septophycidæ* de J. Feldmann, voir page 36 [(Euchlorophycées pluricellulaires dans le sens entendu par Chadefaud [1960]), et, notamment, *avec les Ulotrichales s. l.* (y compris Chætophorales et Ulvales)].

*
**

Le thalle hétérotriche typique chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha* rappelle en effet fortement celui des *Stigeoclonium* et *Chætophora*. Chez le *Stigeoclonium amœnum*, la partie rampante du thalle est remplacée, chez l'Algue adulte, par un système de rhizoïdes pluricellulaires (Singh, 1954), comme chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa*; chez le *Fritschiella* (Singh, 1947), l'appareil rampant peut se transformer en organe de repos, comme nous avons pu le constater chez les Acrosiphoniacées. Le thalle de l'*Urospora* se rapproche, par contre, de celui de l'*Ulothrix* par l'absence de ramification et une tendance vers la simplification de l'appareil rampant.

L'appareil plastidial, en manchon pariétal perforé chez les Acrosiphoniacées, offre avec les Ulotrichales un caractère commun et permet un rapprochement. De même, chez les Acrosiphoniacées, comme chez les Ulotrichales, la membrane ne contient pas de cellulose native (Preston, 1952), mais elle est riche en composés pectiques. Enfin, le mode de cloisonnement cellulaire, en rapport morphologique, et même probablement causal, avec la division nucléaire, montre bien la parenté entre ces deux groupes d'Algues.

Du point de vue du mode et du cycle de reproduction, les affinités sont également multiples : en particulier, l'existence de sporophytes réduits dans les cycles digénétiques hétéromorphes. Nous avons déjà vu (cf. page 191) que diverses Ulotrichales s. l. présentent ce phénomène *(Stigeoclonium, Trentepohlia, Monostroma, Codiolum polyrhizum)*. En plus, les tronçons gamétophytiques de ces Algues sont souvent susceptibles d'une reproduction accessoire.

Pour l'ensemble de ces caractères, les Acrosiphoniacées ont donc des affinités beaucoup plus grandes avec les Septophycidées (= Euchlo-

rophycées pluricellulaires de CHADEFAUD) qu'avec les Siphonophycidées (= Chlorophycées siphonées de CHADEFAUD).

Parmi les Septophycidées, elles se rapprochent par beaucoup de caractères des Ulotrichales *s. l.*, mais elles en diffèrent notamment par les cellules de leur gamétophyte, le plus souvent plurinucléées. Ce caractère pourrait les rapprocher des Sphaéropléales qui, elles aussi, ont des affinités avec les Ulotrichales mais dont le mode de reproduction et le cycle sont très différents.

Il semble donc possible de considérer les Acrosiphoniacées comme représentant un ordre distinct, celui des *Acrosiphoniales* dont les caractères sont ceux de la famille des Acrosiphoniacées.

CONCLUSIONS

Du point de vue systématique, les résultats de nos études ont donc permis de démontrer l'hétérogénéité de la famille des Cladophoracées, en ce qui concerne les genres *Urospora*, *Spongomorpha* et *Acrosiphonia*. Ceux-ci forment un groupement naturel que nous avons réuni dans une **nouvelle famille, celle des *Acrosiphoniacées*, bien distincte des vraies Cladophoracées, très affines aux Ulotrichales *s. l.*, mais paraissant mériter de former un ordre distinct, celui des *Acrosiphoniales*.**

L'épuration ainsi opérée au sein des Cladophoracées conduit à reconsidérer le problème de la situation de cette famille parmi les Algues vertes, et celui de l'unité systématique et de la délimitation des Siphonocladales.

CHAPITRE II

ÉTUDE CRITIQUE DE LA DÉLIMITATION DES SIPHONOCLADALES ET DE LA POSITION SYSTÉMATIQUE DES CLADOPHORACÉES

Le groupement d'Algues vertes, créé par SCHMITZ en 1879 *b*, sous le nom de *Siphonocladiaceæ* pour les formes cénocytiques cloisonnées, à chloroplaste en réseau pariétal *(Chætomorpha, Cladophora, Microdictyon, Anadyomene, Siphonocladus, Valonia)*, a été admis par la grande majorité des phycologues contemporains (BLACKMAN et TENSLEY, 1902; OLTMANNS, 1922; COLLINS, 1909; WILLE, 1911; WEST, 1916; HEERING, 1921; BOERGESEN, 1925; PRINTZ, 1927; SETCHELL et GARTNER, 1929; PASCHER, 1931) comme l'ordre des Siphonocladales, distinct des Siphonales, lorsque FRITSCH, dans son Traité classique sur les Algues (1935), proposa la dissolution totale du groupe. Auparavant, FRITSCH (voir WEST, 1927) avait séparé les Cladophoracées (pour lesquelles WEST, en 1904, avait créé l'ordre des Cladophorales) et les Sphæropléacées du reste des Siphonocladales, pour les placer comme sous-ordres des Ulotrichales. Dans son traité, FRITSCH admet l'ordre des Cladophorales (excepté les Sphæropléacées) et les considère comme « an offshoot from the evolutionary series represented by the Ulotrichales » (1935, p. 243), tandis que le reste des Siphonocladales (Valoniacées, *s. l.*) est rattaché aux Siphonales, qui comprennent alors, assez paradoxalement, des formes cloisonnées et des formes siphonées.

Cette manière de voir, réaffirmée par FRITSCH (1944, 1946, 1954), a été adoptée depuis seulement par IYENGAR (1951), tandis qu'elle était critiquée par J. FELDMANN (1938 *b*).

J. FELDMANN, après une étude étendue d'ordre cytologique et morphologique, sur du matériel tropical, est conduit, dans un remarquable mémoire, à admettre la validité des Siphonocladales, y compris les Cladophoracées. Ce point de vue est partagé par CHAPMAN (1954).

G. M. SMITH (1933, 1938 *a*), BOERGESEN (1948), EUBANK-EGEROD (1952) et PAPENFUSS (1955) conservent eux aussi l'ordre des Siphonocladales comme un groupe entièrement indépendant des Siphonales, mais maintiennent également les Cladophorales comme ordre distinct.

*
**

Par leur position critique, les Cladophoracées occupent donc le centre de ce problème. Il importe alors de discuter, dans l'état actuel de nos connaissances, la valeur des arguments relatifs :

— au problème de la séparation des Cladophoracées des Siphonocladales *s. l.*, et,

— inversement, au problème du maintien des Cladophoracées au sein des Siphonocladales *s. l.*

I. — LE PROBLÈME DE LA SÉPARATION DES CLADOPHORACÉES, DES SIPHONOCLADALES ET DE LA DISLOCATION DE CET ORDRE

La raison pour laquelle Fritsch était amené à dissoudre les Siphonocladales fut d'abord sa constatation, d'ailleurs juste, que l'état plurinucléé ne saurait constituer un caractère majeur pour définir un groupe d'Algues, puisque cette particularité se rencontre dans des groupes sans aucune affinité entre eux. Mais c'est le caractère tiré de l'organisation filamenteuse du thalle qui est d'importance capitale pour Fritsch dans sa recherche d'affinités. C'est pourquoi il voit une proche parenté entre toutes les Algues vertes à structure filamenteuse, qu'elles soient composées d'articles uninucléés ou plurinucléés. Il en résulte que les Cladophoracées se trouvent détachées du reste des Siphonocladales, d'aspect différent, pour être placées dans un ordre à part, au voisinage des Ulotrichales, d'aspect morphologique semblable.

Cette manière de voir soulève de graves objections.

En effet, Fritsch affirme que les Cladophoracées forment un groupe homogène, en raison de leur structure filamenteuse. Il n'envisage pas la possibilité de convergences morphologiques parmi les Algues vertes filamenteuses, alors qu'il a si bien mis en relief l'existence de ce phénomène entre différents phylums d'Algues.

En réalité, la famille des Cladophoracées, quoique de structure filamenteuse, est très hétérogène. Nous venons précisément de le voir à propos des Acrosiphoniacées, qui en diffèrent fondamentalement, à tous les points de vue. Il en résulte que les Algues que Fritsch réunit dans l'ordre des Cladophorales forment un groupement tout à fait artificiel. C'est pourquoi les caractères distinctifs énumérés par Fritsch (1946) sont le plus souvent sans fondement, s'ils ne sont pas secondaires ou même contradictoires. Cet auteur fait ainsi remarquer que le nombre réduit de noyaux dans les articles chez les *Rhizoclonium* permet de rapprocher les Cladophorales du type filamenteux cloisonné unicellulaire, alors qu'il vient de souligner que le nombre de noyaux

ne constitue pas un caractère particulier pour définir un groupe d'Algues. Il affirme que le mode de cloisonnement chez les Ulotrichales et les Cladophorales est identique, alors qu'il diffère considérablement, comme nous l'avons vu précédemment. Il caractérise le mode de germination chez les Cladophorales par un cloisonnement précoce, alors que c'est le contraire. La libération des zoïdes par un pore latéral ne saurait, non plus, constituer un caractère bien particulier. Par contre, FRITSCH note avec raison que la structure du plaste — qu'il considère « *of subsidiary importance* » (1944, p. 250) chez les Siphonocladales — est effectivement identique chez l'*Urospora* et diverses Ulotrichales, et il y voit un caractère de rapprochement.

Il en ressort que les arguments, qu'ils soient majeurs ou mineurs, formulés par FRITSCH en faveur du détachement des Cladophoracées de l'ordre des Siphonocladales, puis de leur rapprochement avec les Ulotrichales, reposent sur une base dépourvue de tout fondement; il est difficile de les admettre.

Du fait de l'importance exagérée attribuée aux types morphologiques, on comprend que la dislocation du reste de l'ordre des *Siphonocladales* et leur transfert parmi les *Siphonales* soient aussi quelque peu arbitraires. C'est effectivement ce que montrent les résultats d'ordre cytologique et biochimique obtenus chez ces Algues, au cours de ces dernières années.

La morphologie de l'appareil plastidial, en plaques anastomosées chez les Siphonocladales, isolées en de nombreux petits plastes chez les Siphonales, a permis, tout d'abord, de différencier les deux groupes. Ce caractère distinctif conduit FELDMANN, dès 1938, à exclure les Dasycladacées, à plastes séparés, des Siphonocladales auxquelles elles avaient toujours été rattachées. Ce détachement a maintenant été confirmé par la découverte de l'individualisation biochimique chez les Dasycladacées (DU MÉRAC, 1953, 1955), marquée par l'élaboration d'un polyholoside particulier, l'inuline, ou des fructosanes voisins, et non par celle de l'amidon. De même, la présence d'oxycarotènes spéciaux, la siphonéine et la siphonoxanthine dans le complexe pigmentaire chez les Siphonales *(Codium, Bryopsis)* (STRAIN, 1951), mais leur absence possible chez les Siphonocladales, ne font que corroborer la thèse cytologique militant en faveur de la séparation de ces deux groupes d'Algues. D'autre part, en se basant sur les caractères tout à fait précis offerts par les plastes, on a ensuite pu mettre en évidence l'hétérogénéité des Siphonales (FELDMANN, 1946, 1954 *a*, 1955 *a*) divisés en *Derbésiales* et *Codiales* caractérisées par l'existence d'une seule catégorie de plastes (chloroplastes), et les *Caulerpales* et *Dichotomosiphonales* caractérisées par la coexistence de deux types différents de plastes (chloroplastes et leucoplastes amylogènes) (CZURDA, 1928; CHADEFAUD, 1936). Enfin, les Vaucheriacées, à la suite de la proposition de BOHLIN (1901), sont maintenant, pour des raisons d'ordre cytologique et biochimique, rattachées aux Xanthophycées (CHADEFAUD, 1951 *a*, 1960).

La concordance de tous ces faits bien établis permet d'affirmer l'indépendance entre les Siphonocladales et les Siphonales. Nous arrivons donc, à l'issue de cette enquête critique, à conclure que la dislocation totale des Siphonocladales par Fritsch ne trouve dans l'état actuel des connaissances aucune justification valable.

Le maintien de cet ordre parmi les Algues vertes s'impose donc fortement. Mais il reste alors à considérer s'il faut y conserver ou non les Cladophoracées.

II. — LE PROBLÈME DU MAINTIEN DES CLADOPHORACÉES AU SEIN DES SIPHONOCLADALES

Nous avons déjà vu qu'une coupure nette sépare les Cladophoracées, une fois débarrassées des Acrosiphoniacées, et les Ulotrichales *s. l.* D'autre part, aucune affinité réelle n'existe entre le reste des Siphonocladales (Anadyoménacées, Boodléacées, Siphonocladacées, Valoniacées) et les Siphonales *s. l.* Quelle serait donc, en fin de compte, la place des Cladophoracées parmi ces Algues ?

J. Feldmann (1938 *b*) avait attiré l'attention sur l'uniformité structurale de l'appareil plastidial chez les Siphonocladales, y compris les Cladophoracées. Il avait également démontré que la diversité morphologique du thalle n'était qu'apparente, car elle était nuancée par l'existence de formes intermédiaires. Il a donc pu conclure que la famille des Cladophoracées ne faisait « nullement figure d'étrangère » (1938, p. 258) au sein des Siphonocladales.

Nous ne pouvons que confirmer cette manière de voir, car des affinités multiples et réelles existent entre les Cladophoracées et le reste des Siphonocladales.

*
**

Envisageons le développement. Des analogies frappantes se rencontrent dans les différents genres du groupe : d'une façon générale, l'édification du thalle commence par la formation d'une cellule allongée, souvent claviforme, dressée perpendiculairement au substrat. En outre, chez le *Valonia macrophysa* Kütz. (Valoniacées), comme l'a montré Kuckuck (1907, p. 165, fig. 10), cette cellule initiale se divise par une cloison transversale qui ne semble pas résulter d'une division ségrégative pour donner naissance à une cellule basale et une cellule apicale, de même que chez n'importe quel *Cladophora*. L'organisation morphologique fondamentale, bâtie sur le type protothallien, demeure donc remarquablement homogène chez l'ensemble des Siphonocladales, y compris les Cladophoracées. Quant à la morphologie des

plantes adultes, dans la mesure où celle-ci constitue un caractère valable, les différences sont plus apparentes que réelles. Chez les Siphonocladales *s. st.*, le thalle est généralement formé d'articles plus volumineux que chez les Cladophoracées et le mode de ramification est souvent moins régulier. Mais il existe aussi tous les intermédiaires entre les *Cladophora* et les autres Siphonocladales; parfois, le port général est quasi identique, la plante étant pourvue d'une longue cellule basale (*Cladophora pellucida* et *Ernodesmis verticillata* [Kütz.] Boerg. [Siphonocladacées]); il en est de même pour diverses espèces de *Cladophoropsis* (Boodléacées) qui, en raison de leur aspect général commun avec les *Cladophora*, ont primitivement été placées parmi les Cladophoracées.

L'appareil fixateur chez le *Microdictyon japonicum* Setchell (Anadyomenacées) formé de rhizoïdes non cloisonnés, issus de la cellule basale et de la cellule superposée à celle-ci, ne diffère pas de celui du *Cladophora prolifera*; l'appareil végétatif intriqué et anastomosé à l'aide de « tenacules » chez les *Boodlea* (Boodléacées) se retrouve chez le *Cladophora Boodleoides* Börg., comme Feldmann l'a souligné (1938 *b*).

Les caractères, d'ordre morphologique, observés chez les Cladophoracées sont donc souvent les mêmes que ceux rencontrés chez les autres Siphonocladales, et on ne saurait s'en servir comme caractères distinctifs du groupe. Au contraire, ils suggèrent une certaine unité structurale. Mais ce sont surtout les caractères tirés de l'organisation cellulaire et du mode de reproduction qui permettent d'établir un rapprochement incontestable entre les Cladophoracées et les autres Siphonocladales.

Nos études de l'appareil plastidial chez des représentants des différents genres de Cladophoracées ont révélé son homogénéité structurale, caractérisée par l'existence de plastes en plaques, anastomosés en un réseau pariétal. Ce même type plastidial se retrouve dans toutes les autres familles des Siphonocladales, comme en témoignent de nombreuses figures données par divers auteurs depuis les travaux originaux de Schmitz (1879) qui, le premier, remarqua ce caractère fondamental du groupe. Cette uniformité se répète dans la structure des pyrénoïdes, pourvus de deux calottes lenticulaires d'amidon chez les Cladophoracées, de même que dans tous les cas connus du reste du groupe (*Anadyomene*, Chadefaud, 1941; *Siphonocladus*, S. Jónsson, 1957 *b*). Les remarquables recherches sur la structure physique de la membrane chez diverses Chlorophycées, au moyen de diagrammes de diffraction de rayons X, et au microscope électronique, menées par Nicolai et Preston, à Leeds, ont largement contribué à mettre en évidence l'unité systématique des Siphonocladales et à confirmer la thèse cytologique de J. Feldmann, basée sur la structure des plastes. En effet, qu'il s'agisse de *Rhizoclonium*, *Chætomorpha*, *Cladophora*, *Siphonocladus* ou de *Valonia*, la membrane est dans tous les cas constituée de cellulose native, très cristalline et très régulièrement orientée. Nous avons pu confirmer ce résultat, chez quelques espèces de *Clado-*

phora, par la méthode radiocristallographique. Il est significatif que ce caractère semble tout à fait propre aux Siphonocladales, car dans aucun autre groupe d'Algues vertes étudié on n'a rencontré une structure similaire. Ce caractère contribue également à éloigner les Siphonocladales des Siphonales. En outre, au point de vue chimique, la membrane des Cladophoracées et des Siphonocladales est caractérisée par le fait que l'hydrolyse complète de ses glucides ne produit que du glucose presque pur, alors qu'à côté de celui-ci, dans les autres cas étudiés (*Enteromorpha, Ulva;* Preston, 1959), voisinent le xylose et le rhamnose.

Quant aux cycles et au mode de reproduction, on ne peut actuellement non plus établir une distinction entre les Cladophoracées et le reste des Siphonocladales. En effet, selon Iyengar et Ramanathan (1940, 1941), il existe une forte présomption en faveur d'un cycle digénétique isomorphe chez les Anadyoménacées (*Anadyomene stellata* [Wulf] Ag. et *Microdictyon tenuius* [Ag.] Decsne), donc analogue à celui bien établi chez diverses espèces de Cladophoracées marines. Il en est de même pour le *Valonia macrophysa* Kütz, qui se reproduit soit par zoospores quadriflagellées, soit, par gamètes qui copulent ou se développent parthénogénétiquement (Chihara, 1959). L'observation de zoospores quadriflagellées chez le *Boodlea coacta* (Chihara, 1955) et chez certains *Struvea* (cité d'après Eubank-Egerod, 1952) parle en faveur d'un cycle similaire. Des études caryologiques ont permis, d'autre part, de conclure à un cycle monogénétique diploïde à gamètes réductionnels chez le *Valonia utricularis* (Roth.) Ag. (Schechner-Fries, 1934; Schussnig, 1938, 1953), rappelant donc parfaitement celui du *Cladophora glomerata.* Enfin nos propres recherches (Jónsson et Puiseux-Dao, 1959) sur le *Siphonocladus pusillus* de Villefranche-sur-Mer portent à croire que cette espèce est également diploïde, mais à sexualité dégradée, comme ceci semble être le cas de la majorité des *Cladophora* d'eau douce.

Le *Siphonocladus* possède, en outre, un nombre chromosomique voisin de celui révélé par Iyengar et Ramanathan (1941) chez le *Microdictyon tenuius,* de l'ordre de $2n = 16$ environ, ce qui correspond bien au nombre de base établi chez les Cladophoracées ($x = 8$).

A tous ces caractères concordants s'ajoutent ceux fournis par le mode de reproduction et la structure des zoïdes. Ainsi, nous avons constaté que les zoïdocystes, chez le *Siphonocladus pusillus,* naissent de la même façon que chez le *Cladophora rupestris* ou le *Cladophora pellucida,* par la transformation des articles situés dans les rameaux terminaux du thalle et généralement de haut en bas. De plus, l'appareil de déhiscence, à papille gélifiée, offre une identité structurale remarquable. Sa formation précède la zoïdogenèse dans les deux cas. Nous avons également pu noter chez ces espèces l'existence de plusieurs pores d'émission par zoïdocyste, et un mode de libération identique. Des analogies existent encore dans l'asynchronisme des divisions mitotiques, lors de la zoïdogenèse. Enfin, la structure des zoïdes eux-

mêmes semble uniforme dans le groupe. Chez le *Cladophora rupestris*, par exemple, d'après nos propres observations, le zoïde présente une forme ovoïde et est muni de papille flagellifère marquée; il contient plusieurs plastes anastomosés, dont certains sont pyrénifères, et un stigma allongé, situé latéralement dans la partie antérieure, tandis que la partie postérieure est remplie de lipides en amas globuleux. Il en est exactement de même du zoïde de *Valonia macrophysa* selon Kuckuck (1907).

*
**

En l'absence de différences morphologiques majeures, et surtout en présence d'un grand nombre de caractères concordants et d'importance non négligeable, d'ordre cytologique, ultrastructural et biologique, voire biochimique, il est impossible de ne pas conclure à l'existence d'affinités réelles entre les Cladophoracées et le reste des Siphonocladales.

Pourtant, une objection peut être formulée sur le mode de cloisonnement. En effet, chez certaines Siphonocladales, le cloisonnement du thalle s'effectue suivant un mode particulier, qualifié, à la suite de Boergesen (1905), de division ségrégative. Celle-ci comporte, comme nous avons pu l'étudier sur le vivant, chez le *Siphonocladus pusillus* de Collioure (S. Jónsson, 1957 *b*), la fragmentation du cytoplasme en vésicules de taille variable, puis l'accroissement de ces dernières en segments autonomes entourés d'une membrane celluloso-pectique propre.

Ce type de cloisonnement fut tout d'abord considéré comme limité aux Siphonocladales, à l'exception des Cladophoracées où, nous l'avons précédemment vu, la division de l'article se fait par un diaphragme élaboré par un bourrelet septogène. Plusieurs auteurs y voient donc le caractère distinctif délimitant, d'une part, les Cladophoracées, constituant l'ordre séparé des Cladophorales, et, d'autre part, le reste des Siphonocladales, qui seules seraient les Siphonocladales *str. s.* Mais récemment, Eubank-Egerod (1952) a souligné que la division ségrégative fait défaut chez les Anadyoménacées, et on a proposé de rattacher cette famille aux Cladophorales (Papenfuss, 1955). On rejoignait ainsi les conceptions de Fritsch qui l'avait suggéré, en 1944, mais en considérant seulement le cycle de développement, supposé isomorphe dans cette famille.

Dans ce cas, les Siphonocladales ne comporteraient que trois familles : Boodléacées, Siphonocladacées et Valoniacées, tandis que les Cladophorales en comporteraient deux : Cladophoracées et Anadyoménacées.

Cette manière de voir nous paraît trop catégorique, voire arbitraire. En réalité, on ne sait pas suffisamment encore dans quelle mesure la division dite ségrégative constitue un phénomène général, faute d'observations assez étendues. De plus, quelques analogies, qui

ne relèvent pas d'une simple convergence, existent entre les deux modes de cloisonnement. On connaît même des types intermédiaires, permettant de suggérer que les deux modes de cloisonnement puissent, en fait, être interprétés comme deux modalités, différentes seulement en apparence du même phénomène.

En effet, dans les deux cas, la segmentation du cytoplasme s'effectue sans le concours morphologique des divisions nucléaires, contrairement au mode de cloisonnement de la cellule plurinucléée chez les Acrosiphoniacées. En outre, ce processus se déroule à l'intérieur d'une enveloppe glucidique commune, par une constriction annulaire et progressive du cytoplasme, suivie d'un isolement complet, et de l'élaboration d'un cadre cellulaire propre pour chaque segment. Il en résulte un filament cloisonné où chaque article conserve une autonomie relative.

Néanmoins, l'individualisation des éléments divisés peut être variable. Chez les Siphonocladacées, les vésicules ségrégatives flottent librement à l'intérieur de l'article primitif avant de s'accroître, puis éventuellement de se ramifier. Chez les Valoniacées, le phénomène est assez différent, puisque seulement une partie du cytoplasme pariétal s'isole par une cloison pour former une masse en calotte, appliquée contre la paroi extérieure. Chez les Cladophoracées, où le contenu de l'article se divise en général en deux parties sensiblement égales, on a cependant décrit et figuré des cas, chez le *Cladophora rupestris* (Schorr, 1938) où seulement un territoire limité du cytoplasme s'isole du reste de l'article, comme dans le cas précédent; les éléments ainsi formés peuvent devenir des îlots intramembranaires, parfois annulaires, ou bien peuvent se détacher, après rupture de l'enveloppe commune, pour engendrer ensuite un nouveau thalle de façon tout à fait analogue à ce que nous avons constaté pour les éléments ségrégatifs chez le *Siphonocladus pusillus* (S. Jónsson, 1957 *b*). Enfin, chez les *Microdictyon* (Anadyoménacées) il semble, à en juger d'après les figures données par Boergesen (1925), puis par Eubank-Egerod (1952), que le cloisonnement ne s'effectue pas exactement au moyen d'un diaphragme. Le contenu de l'article se divise transversalement en deux parties égales, comme chez les *Cladophora,* mais il semble que ce soit par un étranglement annulaire du seul cytoplasme, sans participation de la paroi cellulaire, sans formation d'un diaphragme membranaire dans l'étranglement, ce qui rappelle beaucoup la division dite ségrégative des *Cladophoropsis* (Boodléacées).

Le problème du mode de cloisonnement chez les Siphonocladales nécessiterait sans doute une étude comparée approfondie. Pour le moment, il est difficile de se servir de ce caractère isolé comme élément distinctif permettant la démarcation tranchée entre Cladophoracées et le reste des Siphonocladales, d'autant plus que tout permet de penser que le processus de cloisonnement ne varie pas fondamentalement dans le groupe.

Il est donc impossible de trouver des caractères fondés permettant

le détachement des Cladophoracées du reste des Siphonocladales. Au contraire, une parenté réelle existe entre ces groupes, justifiant largement le maintien des Cladophoracées au sein des Siphonocladales. Cet ordre constitue même le groupe d'Algues le plus homogène parmi les Chlorophycées.

CONCLUSION GÉNÉRALE SUR LES CONSIDÉRATIONS SYSTÉMATIQUES

Débarrassés des genres *Acrosiphonia*, *Urospora* et *Spongomorpha*, formant la nouvelle famille des Acrosiphoniacées et l'ordre des Acrosiphoniales, à affinités nettement ulotrichaléenne, le reste des Cladophoracées, à l'exception de quelques petits genres mal connus, apparaît remarquablement homogène, bien distinct des Ulotrichales *s. l.*, mais étroitement affine aux Siphonocladales. La famille des Cladophoracées proprement dites *(Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha, Cladophora)*, pour laquelle le maintien d'un ordre particulier est inutile, trouve logiquement sa place dans l'ensemble harmonieux des Siphonocladales.

CHAPITRE III

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Arrivé au terme de l'exposé, il nous reste maintenant à dégager les principaux résultats acquis au cours de ces recherches comparées sur les Cladophoracées marines.

Notre point de départ était d'envisager la possibilité d'une convergence morphologique au sein de cette famille, considérée jusqu'ici comme très homogène.

Nous avons donc procédé à une étude comparée, portant à la fois sur la morphologie, la cytologie et la reproduction dans les principaux genres de la famille *(Urospora, Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha, Cladophora)*, et tout particulièrement dans les genres *Acrosiphonia* et *Spongomorpha* qui n'avaient encore été que peu étudiés.

I. — MORPHOLOGIE COMPARÉE

Il était particulièrement impérieux de connaître dans son ensemble l'organisation générale de l'appareil végétatif adulte, afin de confronter les caractères dégagés avec ceux tirés du mode de développement, pour établir le morphotype du thalle.

a) Au point de vue de l'organisation morphologique, nos études ont permis de souligner la simplicité structurale de l'appareil végétatif chez ces Algues. Le thalle, chez les formes non ramifiées, n'offre aucun caractère morphologique distinctif valable. Chez les formes ramifiées, la ramification s'effectue dans tous les cas par le bourgeonnement latéral d'une cellule intercalaire située à divers niveaux du thalle. Le mode d'insertion des rameaux est, par contre, variable selon que le rameau subit le phénomène d'évection *(Cladophora)* ou non *(Acrosiphonia, Spongomorpha)*. Quant au développement des rameaux, il est assuré généralement par une croissance illimitée, soit aux dépens des cellules intercalaires et apicales *(Spongomorpha)*, soit exclusivement par le jeu d'une cellule apicale initiale (majorité des *Cladophora*). Chez l'*Acrosiphonia spinescens*, certains rameaux du

thalle ne se développent que par croissance intercalaire. Il en résulte la formation de rameaux spéciaux, d'aspect aculéiforme ou en crochet.

L'appareil rhizoïdal, moyen d'ancrage le plus fréquent du thalle au substrat, offre une certaine diversité. Nos études ont permis de distinguer entre rhizoïdes pluricellulaires et unicellulaires. Les premiers, se rencontrant chez le *Spongomorpha* et l'*Acrosiphonia*, sont toujours adventifs et descendants, tandis que ceux de la deuxième catégorie sont soit externes et latéraux *(Cladophora, Urospora)*, issus de la cellule basale ou de cellules situées à différents niveaux du thalle, soit internes *(Cladophora rupestris, Chætomorpha)*, nés par un mécanisme de vieillissement et de rajeunissement successifs de la cellule basale.

b) Au point de vue du *développement comparé*, nos études ont révélé l'existence de deux modalités fondamentales bien définies. Dans le premier cas, l'embryospore *(Acrosiphonia spinescens, Spongomorpha lanosa)* se développe d'abord en formant soit un filament protonématique pluricellulaire et rampant, soit un massif discoïde adhésif et également pluricellulaire. L'un et l'autre donnent ensuite naissance à des filaments dressés, d'abord simples, puis ramifiés et constituant la fronde. En outre, nous avons pu établir un rapport morphogénétique entre l'appareil pluricellulaire rampant et les rhizoïdes pluricellulaires latéraux. En effet, l'appareil rampant laisse place à des rhizoïdes descendants, mais ceux-ci sont susceptibles d'engendrer, comme le protonéma embryonnaire, de nouveaux rameaux dressés. Ils sont aussi capables de se transformer en massif cellulaire pseudoparenchymateux analogue à l'appareil discoïde embryonnaire, lequel peut de même former des rameaux dressés. La deuxième modalité de développement intéresse l'embryospore des espèces appartenant aux autres genres envisagés *(Rhizoclonium, Chætomorpha, Cladophora)*. L'embryospore se différencie alors directement, sans former un appareil rampant, en une cellule basale rhizogène et une cellule apicale initiale de l'appareil dressé.

c) Au point de vue *morphotypologique* et conformément aux concepts de Chadefaud, on peut interpréter l'appareil végétatif du *Spongomorpha lanosa* et de l'*Acrosiphonia spinescens*, en raison de son mode de développement et de la faible différenciation de la fronde, comme un *protothalle typique* (type hétérotriche de Fritsch). D'autre part, les formes coccoïdes, impliquées dans les cycles évolutifs de ces espèces, peuvent donc être interprétées comme des *protothalles unicellulaires*, dépourvus à la fois de leur appareil dressé et rampant. Quant à l'appareil végétatif, démuni d'une partie rampante *(Rhizoclonium, Chætomorpha, Cladophora)*, il peut être considéré comme un *protothalle incomplet ou homotriche.*

En comparant les morphotypes ainsi dégagés, notamment sur la

base de critères embryologiques, avec les caractères tirés de la morphologie classique du thalle (formes filamenteuses simples, formes filamenteuses ramifiées, formes coccoïdes), nous avons pu démontrer qu'une *forme morphologique déterminée* peut effectivement cacher des *structures fondamentalement différentes.*

La morphologie comparée nous a ainsi permis d'établir une forte présomption en faveur de l'existence d'une convergence morphologique au sein des Cladophoracées.

II. — CYTOLOGIE COMPARÉE

Nous nous sommes attaché à connaître, à comparer la structure et, autant que possible, l'état évolutif des principaux constituants de la cellule. En outre, nous avons consacré une étude comparée, particulière à l'organisation moléculaire de la paroi glucidique, par la méthode radiocristallographique et microradiographique.

a) *Paroi glucidique.* — De nature essentiellement celluloso-pectique, la membrane de toutes les espèces étudiées de Cladophoracées, à l'exception de celle des genres *Acrosiphonia, Spongomorpha* et *Urospora,* se caractérise, à l'examen microscopique, par l'existence d'une *structure lamelleuse,* chaque lamelle étant rayée de stries rectilignes, orientées, pour deux lamelles consécutives, selon deux lignes à peu près orthogonales, dont l'inclinaison varie par rapport à l'axe longitudinal de la cellule.

Nous avons étudié la structure physique de la membrane au moyen de diagrammes de diffraction de rayons X chez 5 espèces qui n'avaient pas encore fait l'objet de telles études. D'après les calculs effectués sur diagrammes, nous avons pu conclure, parmi les espèces étudiées, à l'existence de deux catégories structurales, fondamentalement différentes.

La première série structurale est caractérisée par la présence de *cellulose native,* extrêmement cristalline (*Cladophora pellucida* et *Cladophora expansa*). Nous nous sommes efforcé de résoudre le problème posé par l'orientation des cristallites cellulosiques au sein de la membrane, en envisageant tout d'abord l'*orientation des cristallites par rapport à leur axe le plus long* (axe b). Nous avons pu établir que les cristallites sont toujours orientés selon cet axe b, c'est-à-dire que leur orientation est rigoureusement uniaxe. De plus, ces cristallites sont disposés, au sein de la membrane, selon deux directions normales l'une par rapport à l'autre, comme les stries observées par les moyens optiques ordinaires. De même, l'inclinaison des cristallites par rapport à l'axe longitudinal de la cellule est variable. En deuxième lieu, nous avons étudié le problème de l'*orientation des cristallites par rapport*

à la surface de la membrane. Nos études ont montré que chaque cristallite possède une orientation avec plan privilégié. Il se dispose de telle façon qu'un plan strictement déterminé, le plan 101, soit toujours parallèle à la surface de la membrane. Outre une orientation uniaxe, les cristallites possèdent donc tous une orientation uniplanaire rigoureusement sélective.

La deuxième série structurale dégagée est caractérisée par l'existence d'une *substance membranaire à cristallisation défectueuse (Urospora mirabilis, Acrosiphonia spinescens, Spongomorpha lanosa).* Pour les deux premières de ces espèces, les valeurs des distances interréticulaires sont assez voisines de celles fournies par la cellulose II pour que l'on puisse suggérer l'existence d'une cellulose dérivée de la cellulose II. D'autre part, les diagrammes ne révèlent aucune orientation privilégiée des cristallites. Chez le *Spongomorpha lanosa,* nos études ont dévoilé une organisation moléculaire encore plus rudimentaire et difficilement interprétable dans l'état actuel des connaissances. Un examen microradiographique entrepris chez cette espèce, de même que chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Cladophora expansa,* nous a enfin permis de détecter dans la membrane l'existence de substances cristallines qui sont d'une autre nature que la cellulose.

Ces études nous ont permis de souligner, à l'échelle moléculaire, un dualisme dans la famille des Cladophoracées.

b) *Morphologie et évolution de l'appareil plastidial.* — Il importait de savoir si l'appareil plastidial pariétal était de type archéoplastidié, fondamentalement unique par cellule, ou mésoplastidié, morcelé en plastes anastomosés. Nos observations ont permis d'établir l'existence de ces deux types plastidiaux. *Le type archéoplastidié (Acrosiphonia spinescens, Spongomorpha lanosa, Urospora mirabilis)* offre l'aspect d'un manchon pariétal troué ouvert aux deux bouts, mais absolument continu. Nous avons pu préciser que cette continuité n'est pas modifiée au cours de la différenciation du plaste qui porte d'abord sur un mécanisme de perforation et de fenestration du manchon pariétal en rapport avec l'élongation cellulaire, puis sur l'oblitération des fenêtres, lors de l'élaboration dans le plaste de produits de synthèse.

Par contre, nous avons montré que *le type mésoplastidié (Lola, Chætomorpha, Cladophora)* subit une différenciation portant essentiellement sur le morcellement de l'appareil plastidial en réseau anastomosé formant un sac clos aux deux extrémités. D'après nos observations, cette évolution semble liée à l'activité élaboratrice du plaste qui tend à se subdiviser en centres élaborateurs. Il en résulte que le type mésoplastidié peut se présenter sous forme morcelée ou continue, suivant son degré de différenciation.

Le deuxième point à éclaircir était *la structure et le fonctionnement des pyrénoïdes.* Nous avons trouvé des pyrénoïdes de *structure polypyramidale chez les espèces archéoplastidiées, de structure bilenticulaire chez les espèces mésoplastidiées.* Nous avons démontré que la

disposition des pyrénosomes dans un *pyrénoïde polypyramidal* varie notablement selon l'espèce considérée. En outre, nos observations plaident en faveur d'un lien fonctionnel entre les pyrénosomes et l'amylogenèse pyrénoïdienne.

Quant aux pyrénoïdes bilenticulaires, nos études ont permis de suggérer que le centriole pyrénoïdien est en réalité un fragment d'un pyrénosome, apparaissant seulement au moment de la division du pyrénoïde. Cette interprétation permettrait d'expliquer l'inconstance du centriole dans le pyrénoïde.

Nos études des inclusions amylacées stromatiques ont permis de souligner l'interdépendance entre l'activité élaboratrice en amidon et la morphologie du plaste. Chez le *Spongomorpha lanosa,* nous avons enfin pu saisir quelques étapes du mécanisme même de l'amylogenèse; celle-ci s'opère dans la substance fondamentale du plaste par formation de vésicules amylifères susceptibles de se diviser par bipartition au début de leur différenciation.

c) *Chondriosomes.* — La confrontation de plusieurs méthodes d'observation nous a permis de conclure à l'existence, dans quelques cas, de chondriosomes filamenteux, parfaitement indépendants de l'appareil plastidial, mais souvent en rapport topographique avec les globules lipidiques. Nous avons également pu constater, par les mêmes méthodes, l'inconstance des chondriosomes sans pouvoir en trouver une explication plausible.

d) *Système vacuolaire.* — Par les méthodes des colorations vitales, nous nous sommes attaché à préciser le rapport entre la vacuole centrale et les vacuoles périphériques, observées chez ces Algues, en comparant l'évolution du système vacuolaire, d'une part, lors de la germination du zoïde, et, d'autre part, lors de la différenciation de la cellule dans le thalle adulte. D'après nos études, les vacuoles périphériques ne semblent pas correspondre à des vacuoles spécialisées, comme certains auteurs l'ont pensé, mais plutôt à un stade déterminé dans l'évolution du système vacuolaire de la cellule. Dans le zoïde et les jeunes plantules, ces vacuoles évoluent vers une vacuole centrale. Dans le thalle adulte, on les voit apparaître dès que la cellule devient de type « méristématique », puis disparaître au cours de la différenciation de la cellule, en se fusionnant avec la vacuole centrale.

Parmi les produits du métabolisme accumulés dans la vacuole, nos études ont révélé la présence de précipités colloïdaux sous forme de globules (corpuscules métachromatiques) ou d'aiguilles en faisceaux ou en oursins (cette dernière catégorie existe seulement chez l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*). Nous avons également trouvé, dans les vacuoles périphériques *(Spongomorpha lanosa)* et dans la vacuole centrale *(Acrosiphonia spinescens),* des calculs incolores, probablement de gypse, de même que des baguettes en mâcles cruciformes (cellules âgées du *Spongomorpha lanosa*) et des composés phénoliques.

Enfin, nous avons pu établir que les cristaux protéiques endovacuolaires, observés chez certaines espèces de *Cladophora*, ne contiennent pas des nucléoprotéines, l'A. R. N. et l'A. D. N. étant absents.

e) *Noyau et mode de cloisonnement.* — Après avoir démontré les variations du nombre des noyaux dans le groupe, variations qui permettent, d'ailleurs, de ne pas considérer la structure cénocytique, contrairement à l'opinion générale, comme bien caractéristique de la famille, nous avons contribué à élucider le cycle mitotique dans quelques cas inconnus (*Lola lubrica*, *Acrosiphonia spinescens*, *Spongomorpha lanosa*). Nos observations caryologiques ont permis de révéler, dans tous ces cas, l'existence de noyaux chromocentriques qui se divisent selon le schéma classique de la caryocinèse. Contrairement à quelques cas connus de *Cladophora* où le nucléole persiste au cours de la caryocinèse, nous avons pu noter chez les espèces étudiées la disparition constante du nucléole. La numération chromosomique chez l'*Acrosiphonia spinescens* et le *Spongomorpha lanosa* a donné respectivement 5 et 6 chromosomes.

Nos études ont permis de distinguer deux modes de cloisonnement, selon le rapport morphologique des noyaux avec le phénomène de la division cellulaire. Dans le premier cas, typique du *Cladophora*, le cloisonnement s'effectue sans rapport avec les divisions nucléaires qui sont, dans les articles plurinucléés, à peu près synchrones. Entre les deux phénomènes, il existe un décalage qui apparaît d'une façon particulièrement démonstrative dans le comportement du noyau chez les jeunes germinations lors de l'acquisition de la structure cénocytique. Le second type est caractérisé par un cloisonnement qui succède de très près à la division nucléaire. Ce mode de cytodiérèse intéresse non pas seulement la cellule uninucléée du *Spongomorpha lanosa*, mais aussi, fait inattendu, la cellule plurinucléée de l'*Acrosiphonia spinescens*. Ce dernier cas constitue un *nouveau type de cytodiérèse de la cellule cénocytique*. Le processus mis en jeu comporte la migration d'une partie des noyaux vers la future zone de cloisonnement où apparaissent, en outre, des vacuoles externes. Ces noyaux, régulièrement disposés dans cette région, subissent des divisions absolument simultanées, tandis que les noyaux restants demeurent quiescents, ce qui conduit à un asynchronisme nucléaire considérable dans la cellule. Après leur division, les noyaux-fils se redistribuent dans le cytoplasme. Mais l'édification de la cloison, d'ailleurs comme dans le cas précédent, s'effectue aux dépens d'une bourrelet septogène cytoplasmique et non aux dépens d'un phragmoplaste.

En conclusion, l'étude de la membrane, de l'appareil plastidial et du cloisonnement, a permis de corroborer le dualisme révélé chez les Cladophoracées par la morphologie comparée.

III. — MODE ET CYCLES DE REPRODUCTION

Cette partie traite des problèmes essentiels de nos recherches : *étude du mode de reproduction et établissement des cycles ontogéniques chez l'Acrosiphonia spinescens et le Spongomorpha lanosa,* problème qui n'avait guère été abordé jusqu'alors.

1° Acrosiphonia spinescens. — Nos études ont permis de conclure, pour cette espèce, à l'existence d'un cycle de reproduction caractérisé par l'alternance hétéromorphe de générations entre un gamétophyte filamenteux, l'*Acrosiphonia spinescens,* et un sporophyte unicellulaire et coccoïde, le *Codiolum petrocelidis,* considéré jusqu'à maintenant comme une espèce indépendante, endophyte de l'Algue rouge le *Petrocelis cruenta,* et rattachée à un ordre d'Algues vertes très éloigné, les *Chlorococcales.*

Le gamétophyte, dont la reproduction se fait au printemps, ne produit que des gamètes de taille légèrement variable. Nos études caryologiques ont pu établir que ces gamètes résultent de divisions mitotiques répétées et qu'ils sont donc équationnels. Ceci nous a permis, d'autre part, d'admettre que la méiose ne peut s'effectuer que dans le sporophyte. De plus, ces gamètes sont édifiés exclusivement aux dépens de la couche cytoplasmique pariétale, sans la participation de la grande vacuole centrale. Lors de leur émission, celle-ci joue un rôle mécanique important, avec le concours d'un appareil de déhiscence particulier formé d'un clapet semi-circulaire, non caduc. Après l'expulsion des gamètes dans le milieu marin, processus qui comporte quelques phases remarquables que nous avons pu saisir et décrire, ces gamètes biflagellés copulent entre eux par isogamie ou légère anisogamie. Nos observations ont révélé pour cette espèce une monécie ou une subdiécie. Les zygotes issus des gamies évoluent très lentement en culture. Chacun forme un long stipe incolore caractéristique, qui ne se cloisonne pas, mais prend l'aspect typique du *Codiolum petrocelidis.* Cependant, la caryogamie est plus ou moins précoce, en rapport avec la situation variable du noyau dans le gamète. Quant aux gamètes restants, nos études ont montré qu'ils sont susceptibles de développement parthénogénétique direct. La numération chromosomique dans les plantules parthénogénétiques a permis de confirmer la parthénogenèse haploïde des gamètes restants. L'étude de la reproduction du *Codiolum petrocelidis* nous a montré que ce tronçon de cycle ne produit jamais que des *zoospores* quadriflagellées, et en grand nombre. En hiver, ces zoospores, sans doute méiotiques, germent directement en culture en produisant les thalles filamenteux de l'*Acrosiphonia spinescens.* Au printemps, nos études ont permis d'établir quelques présomptions en faveur d'un développement direct des zoospores quadriflagellées des *Codiolum* laissant suggérer la possibilité d'une apoméiose.

Ces études ont ainsi établi *l'existence d'une alternance de générations entre* l'Acrosiphonia spinescens *et le* Codiolum petrocelidis, *l'un et l'autre étant capable de se reproduire indépendamment, le premier par développement parthénogénétique haploïde, le deuxième par développement direct.*

2° ***Spongomorpha lanosa.*** — Le cycle du *Spongomorpha lanosa* posait un problème comparable à celui de l'*Acrosiphonia spinescens*. Nous avons pu établir que le *Spongomorpha lanosa* correspond, en réalité, au tronçon gamétophytique d'un cycle digénétique, où le sporophyte est également unicellulaire et coccoïde. Ce sporophyte avait été rattaché sous le nom spécifique du *Chlorochytrium inclusum* (endophyte surtout de l'Algue rouge, le *Polyides rotundus*) à l'ordre des Chlorococcales (Chlorochytriales de Chadefaud [1960]).

Nous avons trouvé que le gamétophyte, dont la reproduction a lieu au printemps, ne produit que des gamètes, tous de taille identique. L'étude de la gamétogenèse a précisé que les gamètes naissent par la fragmentation régulière de l'ensemble du contenu cellulaire et par division mitotique répétée du noyau primitivement unique; les gamètes sont donc *équationnels*. La libération des gamètes s'effectue par un grand pore circulaire, à clapet caduc. La gamie, isogame, n'est réalisable qu'entre gamètes issus de thalles différents montrant la diécie stricte de l'espèce. Les zygotes obtenus se développent lentement, tandis que les gamètes restants ne produisent pas d'individus parthénogénétiques. En culture, ces zygotes ne dépassent jamais le stade unicellulaire et coccoïde, mais augmentent simplement de volume. Nos études ont permis d'identifier les individus unicellulaires issus de ces zygotes au *Chlorochytrium inclusum*. La reproduction de ce dernier, s'opérant exclusivement au début de l'hiver, se fait par zoospores quadriflagellées. Ces zoospores, qu'elles soient retenues dans leur sporophyte ou libérées, germent en produisant directement des nouveaux individus gamétophytiques filamenteux et cloisonnés, correspondant au *Spongomorpha lanosa*.

Nos études ont ainsi établi l'existence de l'*alternance de générations entre* le *Spongomorpha lanosa* et le *Chlorochytrium inclusum*.

Nous avons interprété le dimorphisme très prononcé de ces cycles par une évolution régressive du sporophyte.

⁂

Une comparaison de ces cycles avec ceux connus chez les Cladophoracées nous a conduit à un rapprochement avec celui du couple *Urospora mirabilis-Codiolum gregarium*, décrit par I. Jorde (1933). *Nous avons ainsi dégagé, au sein des Cladophoracées, un groupe d'Algues à cycle digénétique hétéromorphe, radicalement différent des autres cycles établis dans la famille,* fait qui appuyait le dualisme établi par la morphologie et la cytologie comparées.

IV. — CONSIDÉRATIONS SYSTÉMATIQUES

Dans ce dernier chapitre, nous avons fait une large synthèse sur les conséquences systématiques des résultats obtenus.

Une comparaison serrée entre les caractères d'ordre morphocytologique et biologique, révélés au cours de nos études analytiques, nous a amené à conclure à l'existence d'une *convergence morphologique* au sein de la famille des Cladophoracées. L'*Urospora*, l'*Acrosiphonia* et le *Spongomorpha*, qui forment un groupe remarquablement homogène, ne présentent en réalité qu'une ressemblance purement superficielle avec les autres genres de la famille.

De ce fait, nous avons été conduit à créer une nouvelle famille d'Algues pour les genres *Acrosiphonia*, *Urospora*, et *Spongomorpha* : la famille des **Acrosiphoniacées**, que nous considérons sans affinité aucune avec les Cladophoracées vraies, mais, par contre, très proche des Ulotrichales *s. l.*, et qui même paraît devoir former un ordre particulier, celui des Acrosiphoniales.

Cette épuration au sein des Cladophoracées nous a obligé à reconsidérer le problème discuté de la place de cette famille parmi les Algues vertes. Nous sommes ainsi arrivé à considérer que la suppression de l'ordre des Siphonocladales, proposée par Fritsch, n'est pas justifiée dans l'état actuel de nos connaissances et que, comme l'avait proposé J. Feldmann en 1938 *b*, cet ordre doit être maintenu. De même, aucun caractère important ne permet la séparation des Cladophoracées du reste des Siphonocladales qui possèdent entre elles une parenté solide et réelle.

La famille des Cladophoracées proprement dites *(Rhizoclonium, Lola, Chætomorpha, Cladophora)*, pour laquelle le maintien d'un ordre particulier est inutile, trouve logiquement sa place dans l'ensemble harmonieux des Siphonocladales.

BIBLIOGRAPHIE

1824. Agardh (C. A.). — *Systema Algarum*. Lundae.

1846. Agardh (J. G.). — Anadema, ett nytt slägte bland Algerna (*C. R. Kgl. svensk. Vetensk. Akad. Hdlg.*, p. 1-16).

1954. Albertsson (P. A.) et Leyon (H.). — The structure of chloroplasts. V. *Chlorella pyrenoidosa* Pringsheim studied by means of electron microscopy (*Exp. Cell. Res.*, **7**, p. 288-290).

1960. Archer (A.) et Burrows (E. M.). — Heteromorphic life-history as family criterion in the Cladophorales (*Brit. Phyc. Bull.*, **2**, p. 31-32).

1886. Ardissone (F.). — Phycologia Mediterranea. II. Confervaceae Dumost (*Varese*, p. 206-247).

1853. Areschoug (J. E.). — Spongocladia ett nytt algslägte (*C. H. Kgl. svensk. Vetensk. Akad. Hdlg.*, **9**, p. 1-9). — 1866. Observationes Phycologicae. I. De Confervaceis nonnulis (*Nova Acta r. Soc. Sci. upsaliensis*, 3, **6**, p. 5-26). — 1874. Observationes Phycologicae. II. De Urospora mirabili Aresch. et de Chlorozoosporarum copulatione (*Nova Acta r. Soc. Sci. upsaliensis*, 3, **9**, p. 1-3).

1940. Astbury (W. T.) et Preston (R. D.). — The structure of the walls in some species of the filamentous green alga *Cladophora* (*Proc. r. Soc. London*, **129**, p. 54-76).

1932. Becker (W. A.). — Recherches expérimentales sur la cytocinèse et la formation de la plaque cellulaire dans la cellule vivante (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **194**, p. 1850-1852). — 1938. Recent investigations *in vivo* on the division of plant cell. *Bot. Rev.*, **4**, p. 446-471).

1949. Benesova (V.). — Fouets pleuronématés et disposition amphiconte chez l'*Hæmatococcus pluvialis* Flotow (*C. R. Acad. Sci. Fr.*, **228**, p. 1883-1884).

1882. Berthold (G.). — Beitrage zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen (*Jahrb. Wissensch. Bot.*, **13**, p. 569).

1900. Bitter (G.). — Zur Morphologie und Physiologie von *Microdictyon umbilicatum* (*Jahrb. Wissensch. Bot.*, **34**, p. 199-235).

1902. Blackman (F. F.) et Tansley (A. G.). — A revision of the classification of the green Algae (*New Phytologist*, G. B., **1**, p. 1-64).

1935. Bliding (C.). — Sexalität und Entwicklung bei einigen Marinen Chlorophyceen (*Svensk. Bot. T.*, **29**, p. 57-64). — 1936. Ueber die Fortpflanzungskörper einiger Marinen Cladophora-Artem (*Svensk. Bot. T.*, **30**, p. 529-536). — 1955. *Enteromorpha intermedia*. A new species from the coasts of Sweden, England and Wales (*Bot. Not.*, **108**, p. 253-262). — 1957. Studies in *Rhizoclonium*. I. Life History of two Species (*Bot. Not. Sverige*, **110**, p. 271-275).

1902. Boergesen (F.). — Marine Algae of the Faeröes (*Bot. of the Faeroes*, II, Copenhague, p. 339-532). — 1905. Contribution à la connaissance du genre *Siphonocladus* Schmitz (*Overs. Dansk. Vidensk. Selsk. Forhandl*, **3**, p. 259-291). — 1912. Some Chlorophyceae from the Danish West Indies, II (*Bot. T.*, **32**, p. 241-273). — 1913-1914. The marine algae of the Danish West Indies, 1 (Copenhague) (Réimprimé de : *Dansk. Bot. Arch.*, **1**, 1913, p. 1-160 et **2**, 1914, p. 1-68). — 1925. Marine Algae from the Canary Islands especially from Teneriffe and Gran Canaria. I. Chlorophyceae (*Kgl. dansk. Videnskab. Selsk. biol. Medd.*, **5**, p. 3). — 1939. Marine Algae of the Iranian Gulf (*Dan. Sci. Invest. Iran*, **1**, p. 47-140). — 1948. Some marine algae from Mauritius, additional lists to the *Chlorophyceæ* and *Phæophyceæ* (*Dansk. Vidensk. Selsk. Biol. Meddel.*, **17**, p. 1-55).

1901. Bohlin (K.). — Utkast till de gröna algernas och arkegoniaternas fylogeni (*Thèse, Upsala*).

1889. Bornet (E.) et Flahaut (C.). — Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des Mollusques (*Bull. Soc. Bot., Fr.*, **36**, p. 147-178).

1914. Borovicov (G. A.). — La polarité renversée chez le *Cladophora glomerata* (*Bull. Jard. imp. bot. Pierre le Grand*, **14**, p. 475-481).

1898. Brand (F.). — Kulturversuche mit zwei *Rhizoclonium*-Arten (*Bot. Zbl., Dtsch.*, **74**, p. 193-202). — 1899. Cladophora Studien (*Bot. Zbl., Dtsch.*, **79**, n° 5, 6, 7, 8, 9 et 10). — 1901. Ueber einige Verhältnisse des Baus und Wachsthums von *Cladophora* (*Beih. Bot. Zbl., Dtsch.*, **10**, p. 481-521). — 1905. Ueber die Anheftung der Cladophoraceen und über verschiedene polynesische Formen dieser Famille (*Beih. Bot. Zbl., Dtsch.*, **18**, p. 165-193). — 1906. Ueber der Faserstruktur der *Cladophora*-Membran (*Ber. Dtsch. bot. Gesellsch.*, **24**, p. 64-70). — 1908 *a*. Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen *Rhizoclonium* und *Cladophora Hedwigia*, **48**, p. 45-73). — 1908 *b*. Ueber Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **26**, p. 114-143). — 1913. Ueber *Cladophora humida* n. sp., *Rhizoclonium lapponicum* n. sp. und deren bostrychoide Verzweigung (*Hedwigia*, **53**, p. 179-183).

1855. Braun (A.). — Algarum unicellularium genera nova et minus cognita (*Lipsiae*, I, p. 19-24).

1893. Buffham (T. H.). — Conjugation of zoogametes in Cladophora lanosa Kütz. (*Grevillea*, **21**, p. 89-90).

1953. Burlew (J. S.). — Algal culture *(Carnegie Instit. Washington Public.)*.

1957. Butterfasz (Th.). — Ueber Grana, Karyoide und Pyrenoide von *Spirogyra* (*Protoplasma*, **48**, p. 368-381).

1958. Buvat (R.). — Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis* (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **18**, p. 123-161).

1958. Buvat (R.) et Puissant (A.). — Observations sur la cytodiérèse et l'origine des plasmodesmes (*C. R. Acad. Sc. Fr.*, **247**, p. 233-236).

1919. Carter (N.). — The cytology of the Cladophoraceae (*Ann. Bot., G. B.*, **33**, p. 467-478).

1931. Chadefaud (M.). — L'instabilité cytoplasmique chez les Algues (*Travaux Cryptogamiques dédiés à Louis Mangin*, p. 167-176). — 1933 *a*. Existence d'une structure infravisible orientée du cytoplasme chez les Algues (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **196**, p. 423-424). — 1933 *b*. Les colorations vitales chez les Algues (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **197**, p. 90-92). — 1935. Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes, ses éléments figurés et ses inclusions *(Thèse, Paris)*. — 1936. Les chondriosomes et les plastes des *Caulerpa* (Algues vertes Siphonales) (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **203**, p. 950-952). — 1937. Sur l'existence de dictyosomes chez les Chlorophycées (Algues vertes) (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **84**, p. 442-450). — 1941. Les pyrénoïdes des Algues (*Ann. Sci. nat., Bot., Fr.*, **11**, p. 1-44). — 1943. Les dictyosomes des *Microspora* et des *Œdogonium* (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **90**, p. 72-74). — 1950. Les cellules nageuses des Algues dans l'embranchement des Chlorophycées (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **231**, p. 988-990). — 1951 *a*. Les Vaucheries sont des Xanthophycées (*Bull. Soc. Bot. Fr.*, **98**, p. 210-211). — 1951 *b*. L'évolution morphologique et la systématique des Cyanophycées (*70e Congrès de l'A. F. A. S.*, Tunis, fasc. 4, p. 3-8). — 1952 *a*. Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution (*Rev. sci., Fr.*, **90**, p. 49-57). — 1952 *b*. La leçon des Algues : Comment elles ont évolué; comment leur évolution peut éclairer celle des Plantes supérieures (*Année biol., Fr.*, **28**, p. 9-23). — 1954 *a*. Sur la morphologie de quelques Céramiacées (*Rev. algol., Fr.*, **1**, 2, p. 71-87). — 1954 *b*. Deux points de la systématique des Chlorophycées (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 91-93). — 1957. Les Champignons et les Algues (*Ann. Univ. Paris*, **27**, p. 1-22). — 1960. *Traité de Botanique I*. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie) (Chadefaud, Emberger, Masson et Cie).

1954. Chapman (V. J.). — The Siphonocladales (*Bull. Torrey Bot. Club*, **81**, p. 76-82). — 1956. The Marine Algae of New Zealand I. Myxophyceae and Chlorophyceae (*J. linn. Soc. London, Bot.*, **360**, p. 333-501).

1957. Chardard (R.). — Etude de l'ultrastructure d'Anthoceros au microscope électronique (*Rev. Cyt. Biol. végét.*, **18**, p. 359-372).

1957. Chardard (R.) et Rouiller (C.). — L'ultrastructure de trois Algues Desmidiées. Etude au microscope électronique (*Rev. Cyt. Biol. végét.*, **18**, p. 153).
1927. Chemin (E.). — Recherches expérimentales sur l'enroulement des vrilles chez quelques Algues marines (*C. R. Soc. Biol.*, **97**, p. 1387-1388). — 1931. Les cristaux protéiques chez quelques espèces marines du genre *Cladophora* (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **193**, p. 742-745).
1955. Chihara (M.). — Studies of the life-history of the green algae in the warm seas around Japan (3). On the life-history of *Boodlea coacta* (Dickie) Murray et De Toni. (*Jour. Jap. Bot.*, **30**, p. 9-18). — 1958. *Id.* (6). On the life-history of *Chaetomorpha spiralis* Okamura (*Jour. Jap. Bot.*, **33**, p. 183-189). — 1959. *Id.* (9). Supplementary note on the life-history of *Valonia macrophysa* Kütz. (*Jour. Jap. Bot.*, **34**, p. 257-266).
1865. Cohn (F.). — Ueber grüne Schlaüche im Innern der *Cruoria pellita* Fries (*Ueber einige Algen von Helgoland*, p. 33-39, Leipzig). — 1875. Ueber parasitische Algen (*Beit. Biol. Pflanzen*, **1**, p. 87-108). — 1880. Ueber ein Thallophytensystem (*Jahrb. Ber. Schles. Ges. Vaterl. Cultur*, **57**, p. 279-289).
1909. Collins (F. S.). — The green algae of North America (*Tufs College Studies, Sci. Sec.*, **2**, p. 79-186).
1931. Colmant (G.). — La formation et la germination des zoospores de *Cladophora glomerata* (*C. R. Soc. Biol., Paris*, **108**, p. 259-261).
1939. Conard (A.). — *Sur le mécanisme de la division cellulaire*, Bruxelles.
1958. Cronshow (J.) et Preston (R. D.). — A re-examination of the fine structure of the walls of vesicles of the green alga *Valonia* (*Proc. r. Soc., London, B*, **148**, p. 137-148).
1852. Crouan (P. et H.). — *Algues marines du Finistère* (Brest).
1930. Czempyrek (H.). — Beitrag zur Kenntnis der Schwärmerbildung bei der Gattung *Cladophora* (*Arch. Protist.*, **72**, p. 433-452).
1928. Czurda (V.). — Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes (*Beih. Bot. Zbl., Dtsch.*, **45**, 97-270). — 1929. Ueber Pyrenoidenveränderungen bei der Stärkebildung in Spirogyrazellen (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **47**, p. 181-185).
1916. Dangeard (P. A.). — La métachromatine chez les Algues et les Champignons (*Bull. Soc. bot. Fr.*, **63**, p. 95-100).
1924. Dangeard (P. A.) et Dangeard (P.). — Recherches sur le vacuome des Algues inférieures (*C. R. Acad. Sc., Fr.*, **178**, p. 1038-1042).
1923. Dangeard (P.). — Recherches de Biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les Végétaux) (*Thèse, Paris*). — 1924. Quelques remarques nouvelles sur le cytoplasme des Spirogyres (*Rev. algol. Fr.* **1**, p. 422). — 1930. Observations vitales sur le protoplasme des Algues (*C. R. Acad. Sci. Fr.*, **190**, p. 1576-1579). — 1932. Le vacuome des Algues et sa transmission par les zoospores (*C. R. Acad. Sc. Fr.*, **194**, p. 2319-2322). — 1933. *Traité d'Algologie* (Paris, P. Lechevalier). — 1947. Cytologie végétale et cytologie générale (*Encyclopédie biologique*, P. Lechevalier, p. 1-611). — 1957. L'iode des Algues, les ioduques, l'iodovolatilisation (*Le Botaniste*, **41**, p. 187-207).
1937. Darlington (C. D.). — *Recent advances in Cytology* (London).
1889. De Toni (J. B.). — Sylloge Algarum omnium hucusque cognitarum (*I. Sylloge Chlorophycearum*, Patavii).
1741. Dillenius (J. J.) — *Historia muscorum* (p. 11-41, Oxonii).
1809. Dillwyn (L. W.). — *British Confervae.*
1954. Drew (K. M.). — Life-histories in the algae (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 50-57). — 1956. Life-Histories in the Algae, with special reference to the *Chlorophyta, Phæophyta* and *Rhodophyta* (*Biol. Rev., G. B.*, **22**, p. 553-611).
1952. Eubank-Egerod (L.). — An analysis of the Siphonous *Chlorophycophyta* (*Univ. Calif. Public. Bot.*, **25**, p. 325-452).
1957. Fan (Kung-Chu). — Observations on the life history of *Codiolum petrocelidis* (*Phycol. News Bull.*, **32**, p. 75). — 1959. Studies on the life history of marine algae. I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita* (*Bull. Torrey bot. Club*, **86**, p. 1-12).

1946. Fauré-Frémiet (E.). — La cellule et son organisation (*Année biol., Fr.*, **16**, p. 58-100).

1937. Feldmann (J.). — Les Cyanophycées, Chlorophycées et Phéophycées de la côte des Albères (*Rev. Algol.*, **9**, p. 141-335). — 1938 *a*. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères (*Rev. Algol.*, **10**, p. 1-339). 1938 *b*. Sur la classification de l'ordre des Siphonocladales (*Rev. Gén. Bot.*, **50**, p. 571-597). — 1946. Sur l'hétéroplastie de certaines Siphonales et leur classification (*C. R. Acad. Sci. Fr.*, **222**, p. 752-753). — 1952. Les cycles de reproduction des Algues et leurs rapports avec la phylogénie (*Rev. Cyt. et Biol. végét.*, **13**, p. 4-49). — 1954 *a*. Sur la classification des Chlorophycées siphonées (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 96-98). — 1954 *b*. Inventaire de la flore marine de Roscoff (Supplément 6 aux *Travaux Station Biol. Roscoff*). — 1955 *a*. Les plastes des *Caulerpa* et leur valeur systématique (*Rev. gén. Bot.*, **62**, p. 1-10). — 1955 *b*. A propos des modes d'ouverture des gamétocystes et des sporocystes et de l'émission des zoïdes chez quelques Chlorophycées (*Bull. Soc. Phyc., Paris*, **1**, p. 10-11). 1957. La reproduction des Algues marines dans ses rapports avec leur situation géographique (*Coll. International Biol. mar., Roscoff, Ann. Biol.*, **33**, p. 49-56). — 1958. Remarques sur la systématique actuelle des Algues (*Uppsala Univ. Årsskr.*, **6**, p. 59-64).

1940. Feldmann-Mazoyer (G.) — Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale (*Thèse, Alger*).

1929. Föyn (B.). — Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **47**, p. 495-506). — 1934. Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophycee *Cladophora Suhriana* Kützing (*Arch. Protist.*, **83**, p. 1-56). — 1957. Ueber die Sexualität und Generationswechsel von *Ulva mutabilis* (N. S.) (*Arch. Protist.*, **102**, p. 473-480).

1953. Frey-Wyssling (A.). — *Submicroscopic morphology of protoplasm* (Elsevier Publish. et Cie). — 1959. *Die pflanzlich Zellwand* (Springer, Verlag).

1939. Fritsch (F. E.). — The heterotrichous habit. (*Bot. Not. Sverige*, p. 125-133). 1942. Studies in the comparative morphology of the Algae. II. The algal life-cycle (*Ann. Bot., G. B.*, **6**, p. 533-563). — 1944. *Cladophorella calcicola* nov. gen. et sp. a terrestrial member of the Cladophorales (*Ann. Bot., G. B.*, **8**, p. 157-171). — 1944. Present-day classification of Algae (*Bot. Rev. U. S. A.*, **10**, p. 233-277). — 1945. Studies in the comparative morphology of the Algae. IV. Algae and Archegoniate Plants (*Ann. Bot., G. B.*, **9**, p. 1-29). — 1946. The status of the Siphonocladales (*J. indian Bot. Soc.*, Iyengar Commemor. vol., p. 29-50). — 1948. *The structure and reproduction of the Algae* (Vol. I, 2e édit., Cambridge, p. 1-791). 1954. Problems in the classification of the green algae (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 83-89).

1912. Gain (L.). — La flore algologique (*Deuxième Expédition antarctique française* [1908-1910], Paris).

1891. Gay (F.). — Recherches sur le développement et la classification de quelques Algues vertes (*Thèse, Paris*). — 1891. Le genre Rhizoclonium (*J. Bot.*, **5**, p. 53-58).

1926. Geitler (L.). — Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoide (*Arch. Protist.*, **56**, p. 128-144). — 1936. Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern, und Chromosomenbau der Cladophoraceen (*Planta, Allem.*, **25**, p. 530-578).

1960. Gibbs (Sarah P.). — The fine structure of *Euglena gracilis* with special reference to the chloroplasts and pyrenoide (*J. Ultrastructure Res.*, **4**, p. 127-148).

1930. Gicklhorn (J.) et Möschl (L.). — Vitalfärbung und Vakuolenkontraktion an Zellen mit stabilen Plasmaschaum (*Protoplasma, Allem.*, **9**, p. 521).

1802. Girod-Chantrans. — *Recherches chimiques et microscopiques sur les Conferves, Bisses, Tremelles*, etc. (Paris).

1942. Godward (M.). — The life-cycle of *Stigeoclonium amœnum* Kütz. (*New Phytologist, G. B.*, **41**, p. 293-301).

1923. Goor (A. C. J. van). — Les algues marines de la Hollande (*Bull. Soc. Bot., Fr.*, **70**, p. 629-636).
1949. Grintzesco (J.). — Contribution à l'étude du pyrénoïde des Algues vertes (*Le Botaniste*, **34**, p. 221-229).
1931. Gross (I.). — Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix* (*Arch. Protist.*, **73**, p. 206-234).
1915. Guilliermond (A.). — Recherches sur le chondriome chez les Champignons et les Algues (*Rev. Gén. Bot.*, **27**, p. 236-253). — 1934. Le système vacuolaire ou vacuome (*Exposés de Biologie*, Hermann et C^ie^, Paris).
1940. Guilliermond (A.) et Gautheret (R.). — *Recherches sur la coloration vitale des cellules végétales* (Lib. Gén. Enseignement).
1933. Guilliermond (A.), Mangenot (G.) et Plantefol (L.). — *Traité de Cytologie végétale* (Paris, Le François).
1945. Guinier (A.). — *Radiocristallographie* (Dunod, Paris).
1908. Hagem (O.). — Beabachtungen über die Gattung *Urospora* in Kristianiafjord (*Nyt. Mag. Nat.*, **46**, p. 289-299).
1924-1928. Hamel (G.). — Quelques *Cladophora* des côtes françaises (*Rev. Algol.*, **1**, p. 168-174, p. 293-297, p. 458-461; **2**, p. 68-71; **4**, p. 43-76).
1929. Hamel (A. et G.). — Sur l'hétérogamie d'une Cladophoracée, *Lola* (nov. gen.) *lubrica* (Setch. et Gardn.) (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **189**, p. 1094-1096).
1930-1931. Hamel (G.). — Chlorophycées des côtes françaises (*Rev. Algol.*, **5**, p. 1-54, p. 383-430; **6**, p. 9-73).
1929. Hartmann (M.). — Ueber die Sexualität und den Generationswechsel von *Chætomorpha* und *Enteromorpha* (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **47**, p. 485-494). — 1930. Der Generation und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (*Oesterr. bot. Z.*, **79**, p. 269-272). — 1956. *Die Sexualität* (2^e^ éd., Gustav Fisher, Stuttgart).
1959. Hartog (C. den). — The epilithic algal communities accuring along the coast of the Netherlands (*Thèse, Amsterdam*).
1846-1851. — Harvey (W. H.). — *Phycologia Britannica* (*IV*, London).
1845. Hassal (A. H.). — *A history of the British Freshwater Algae* (**1**, **2**, London).
1885. Hauck (F.). — Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreiches (*Kryptogamen-Flora*, Rabenhorst's, Leipzig).
1921. Heering (W.). — Siphonocladales (in *Die Süsswasser Flora*, **7**, Chlorophyceae, IV, p. 3-68).
1930. Higgins (E. M.). — Reduction division in a species of *Cladophora* (*Ann. Bot., G. B.*, **175**, p. 587-597). — 1931. Note on the life-history of *Cladophora flavescens* (*Ann. Bot., G. B.*, **45**, p. 533-534).
1930. Hoffmann (W. E.) et Tilden (J. E.). — *Basicladia*, a new genus of *Cladophoraceae* (*Bot. Gaz.*, **89**, p. 374-384).
1957. Hollenberg (G. J.). — Culture studies of *Spongomorpha coalita* (*Phycol. News Bull.*, **32**, p. 76). — 1958. Observations concerning the life cycle of *Spongomorpha coalita* (Ruprecht) Collins (*Madroña*, **14**, p. 249-251).
1915. Hylmö (D. E.). — Studien über die marinen Grünalgen der Gegend von Malmö (*Arch. Bot.*, **14**, p. 1-57).
1951. Iyengar (M. O. P.). — Chlorophyta (*Man. Phyc.*, p. 21-63; Chronica Botanica).
1940. Iyengar (M. O. P.) et Ramanathan (K. R.). — On the reproduction of *Anadyomene stellata* (Wulf.) Ag. (*J. indian Bot. Soc.*, **19**, p. 175-176). — 1941. On the life-history and cytology of *Microdictyon tenuis* (Ag.) Decsne (*J. indian Bot. Soc.*, **20**, p. 157-159).
1903. Jónsson (Helgi). — The marine Algae of Iceland, III. Chlorophyceae (*Bot. Tidskr.*, **25**, p. 337-377). — 1904. The Marine Algae of East — Greenland. *Medd. Grönl.*, **30**, 73 p., Copenhague). — 1912. The marine algal vegetation of Iceland (*Bot. Iceland*, **1**, p. 1-186).
1956. Jónsson (S.). — Sur la structure des pyrénoïdes chez les principaux types de Cladophorales marines (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **242**, p. 1758-1761). — 1957 *a*. Sur la reproduction et la sexualité de l'*Acrosiphonia spinescens* (Kütz.) Kjellm (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **244**, p. 1251-1254). — 1957 *b*. La fragmentation du cyto-

plasme chez le *Siphonocladus pusillus* (Kütz.) Hauck (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **245**, p. 1943-1946). — 1958. Sur la structure cellulaire et la reproduction de *Codiolum petrocelidis* Kück., Algue verte unicellulaire endophyte (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **247**, p. 325-328). — 1959 *a*. L'existence de l'alternance hétéromorphe de générations entre l'*Acrosiphonia spinescens* Kjell. et le *Codiolum petrocelidis* Kück. (*C. R. Acad. Sci.*, **248**, p. 835-837). — 1959 *b*. Le cycle de développement du *Spongomorpha lanosa* (Roth.) Kütz. et la nouvelle famille des Acrosiphoniacées (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **248**, p. 1565-1567). — 1960. Nouveau type de cytodiérèse de la cellule cénocytique observé chez une Algue verte filamenteuse (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **251**, p. 2390-2392).

1959. Jónsson (S.) et Puiseux-Dao (M^me^ S.). — Observations morphologiques et caryologiques relatives à la reproduction chez le *Siphonocladus pusillus*, (Kütz) Hauck, Siphonocladacées, en culture (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **249**, p. 1383-1385).

1933. Jorde (I.). — Untersuchungen über den Lekenszyclus von *Urospora* Aresch. und *Codiolum* A. Braun (*Nyt Mag. Naturvidenskab.*, **73**, p. 1-19).

1909. Joubin (L.). — Recherches sur la distribution océanographique des végétaux marins dans la région de Roscoff (*Ann. Inst. Océanog.*, **1**, p. 1-47).

1937. Juller (E.). — Der Generations uns Phasenwechsel bei *Stigeoclonium subspinosum* (*Arch. Protist.*, **89**, p. 53-93).

1957. Kaja (H.). — Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Chromatophoren von *Anthoceros laevis* L. (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **70**, p. 343-354).

1960. Kesseler (H.). — Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Chætomorpha linum* (*Helgol. Wiss. Meeres.*, **7**, p. 114-123).

1883. Kjellman (F. R.). — The Algae of the Arctic Sea (*C. R. Kgl. svensk, Vetensk. Akad. Hdlg.*, **20**, p. 320). — 1893. Studier öfer Chlorophycéslaegtet *Acrosiphonia* J. Ag. och dess Skandinaviske Arter (*C. R. Kgl. svensk. Vetensk. Akad. Hdlg.*, **18**, p. 1-144). — 1898. Zur Organographie und Systematik der Aegagrophilen (*Nova Acta r. Soc. Sci. Upsaliensis*, III, **17**, Sect. 2, n° 2).

1882. Klein (J.). — Die Krystalloïde der Meeresalgen (*Jahrb. Wissensch. Bot.*, **13**, p. 23-73).

1956. Köhler (K.). — Entwicklungsgeschichte, Geschlechtsbestimmung und Befruchtung bei *Chætomorpha* (*Arch. Protist.*, **101**, p. 223-258). — 1957. Neue Untersuchungen über die Sexualität bei *Dasycladus* und *Chætomorpha* (*Arch. Protist.*, **102**, p. 209-217).

1959. Kornmann (P.). — Die heterogene Gattung *Gomontia*. I. Der sporangiale Anteil, *Codiolum polyrhizum* (*Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **6**, p. 229-238).

1955. Koster (J. T.). — The genus *Rhizoclonium* Kütz in Netherlands (*Public. Stne zool. Napoli*, **27**, p. 335-357).

1894. Kuckuck (P.). — Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland (*Wissensch. Meeres., Helgoland*, **1**, p. 225-263). — 1897. Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. II (*Wissensch. Meeres., Helgoland*, **2**, p. 273-400). — 1907. Abhandlungen über Meeresalgen. I. Ueber den Bau und die Forpflanzung von *Halicystis* Areschoug und *Valonia* Ginnani (*Bot. Zeit.*, **65**, p. 139-185).

1843. Kutzing (F. T.). — *Phycologica generalis*. — 1849. *Species Algarum* (Lipsiæ). — 1853-1854. *Tabulæ Phycologicæ (III-IV)*.

1907. Kylin (H.). — Stüdien über die Algenflora der schwedischen Westküste (*Thèse, Upsala*). — 1944. Zur Biochemie von *Cladophora rupestris* (*Kgl. fysiogr. Sällsk. Lünd Forhdlg.*, **14**, p. 1-5). — 1949. Die Chlorophyceen der Schwedischen Westküste (*Lunds Univ. Årsskr.*, **45**, n° 4).

1949. Langeron (M.). — *Précis de Microscopie* (Masson et C^ie^, édit., Paris).

1940. Lanz (I.). — Ueber die Zellteilung bei *Cladophora* (*Planta*, **31**, p. 222-229). - 1942. Ueber Protoplasma und Vacuolen der *Cladophora-Zelle* (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **60**, p. 37-54).

1954. Legrand (G.) et Salmon (J.). — La microradiographie en Biologie végétale (*J. Rech. C. N. R. S., Fr.*, **26**, p. 1-7).

1863. Le Jolis (A.). — *Liste des Algues marines de Cherbourg* (Paris, Cherbourg).

1958. Lemasson (C.). — Etude en culture d'un *Cladophora* sp. : influence de la nutrition azotée minérale ou organique (*Dipl. Et. Sup. Sc. Nat., Paris*, 67 p.).
1935. Levring (T.). — Ueber einige Meeresalgen bei Kristineberg an der Schwedischen Westküste (*Bot. Not., Sverige*, p. 455-463).
1954. Leyon (H.). — The structure of chloroplasts. III. A study of pyrenoids (*Exp. Cell. Res.*, **6**, p. 497-505).
1753. Linne (C.). — *Species plantarum* (II, Holmiæ).
1953. Lison (L.). — *Histochimie et cytochimie animale* (Gauthier-Villar, Paris).
1930. List (H.). — Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* Kützing (*Arch. Protist.*, **72**, p. 453-481).
1910. Lutman (B. L.). — The cell-structure of *Closterium Ehrenbergii* and *Closterium moniliferum* (*Bot. Gaz., U. S. A.*, **49**, p. 241-254).
1719. Lyngbye (H. C.). — *Tentamen Hydrophytologiæ Danicæ* (Hafniæ).
1922. Mangenot (G.). — Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasme des Algues (*Thèse, Arch. Morph. gén. et exp.*, **9**). — 1928. Sur la signification de cristaux rouges apparaissant sous l'influence du bleu de crésyl dans les cellules de certaines algues (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **186**, p. 93-95).
1954. Martens (P.). — Alternance de phases et cycle de développement chez les Végétaux (*Bull. Acad. r. Belg.*, **15**, p. 508-517).
1953. Merac (M. L. Rubat du). — A propos de l'inuline des Acétabulaires (*Rev. Gén. Bot.*, **60**, p. 689-705). — 1955. Sur la présence de fructosanes chez *Dasycladus vermicularis* (Scopoli) Krasser (*C. R. Ac. Sc. Fr.*, **241**, p. 88-90).
1905. Miehe (H.). — Wachstum Regeneration und Polarität isolierter Zellen (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **23**, p. 257-264).
1928. Miller (V.). — *Arnoldiella*, eine neue Cladophoraceen-gattung (*Planta, Allem.*, **6**, p. 1-21).
1960. Moner (J. G.) et Chapman (G. B.). — The development of adult cell form in *Pediastrum biradiatum* Meyens as revealed by the electron microscope (*J. Ultrastructur Res.*, **4**, p. 26-42).
1910. Nemec (B.). — Ueber die Kernteilung bei *Cladophora* (*Bull. internation. Acad. Sci. Prague*, p. 15).
1954. Nicolai (E.). — Characteristic differences in wall composition in the *Cladophoraceæ* (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, 17, p. 32-34). — 1957. Wall deposition in *Chætomorpha melagonium* (Cladophorales) (*Nature, G. B.*, **180**, p. 4584-4913).
1952. Nicolai (E.) et Preston (R. D.). — Cell-wall studies in the Chlorophyceae. I. A general survey of submicroscopic structure in filamentous species (*Proc. r. Soc. Bot.*, **140**, p. 244-274). — 1953 *a*. Cell-wall studies in the *Chlorophyceae*. II. A preliminary study of the effect of continous illumination on wall structure in *Cladophora rupestris* (*Proc. r. Soc. London*, Ser. B, **141**, p. 407-419). — 1953 *b*. Variability in the X-ray diagram of the cell-walls of the marine *Algae* (*Nature, G. B.*, **171**, p. 752-753). — 1959. Cell-wall studies in the *Chlorophyceae*. III. Differences in structure and development in the *Cladophoraceae* (*Proc. r. Soc. London*, Ser. B, **151**, p. 244-255).
1901. Nordhausen (M.). — Ueber basale Zweigerwachsungen bei *Cladophora* und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen (*Pringsh. Jahrb.*, **35**, p. 366-406).
1958. O'Donell (J. J.) et Percival (E.). — The polysaccharides of *Acrosiphonia centralis (Spongomorpha arcta)* (*Abstr. 3e Int. Seaweed Symp. Galway*, p. 75-76). — 1959. Structural investigation on the water-soluble polysaccharides from the green sea-weed *Acrosiphonia centralis (Spongomorpha arcta)* (*J. Chem. Soc., London*, p. 2168-2178).
1922-1923. Oltmanns (F.). — *Morphologie und Biologie der Algen* (I-III, 2e édition, Iéna).
1945. Ott (E.). — Cellulose and cellulose derivatives (*X-ray examination*, New-York, p. 204-285).
1946. Papenfuss (G. F.). — Proposed names for the phylum of algae (*Bull. Torrey bot. Club*, **73**, p. 217-218). — 1950. On the identity of *Spongocladia* and *Clado-*

phoropsis (*Pacific Sci.*, IV, **3**, p. 208-213). — 1951. Problems in the classification of the marine algae (*Svensk Bot. T.*, **45**, p. 411). — 1955. Classification of the Algae. A century of progress in the natural science 1853-1953 (*California Acad. Sc., San Francisco*, p. 115-224).

1931. Pascher (A.). — Systematische Uebersicht über die mit Flagellaten stehenden Algenreichen und Versuch einer Einreichung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches (*Ber. bot. Zbl., Dtsch.*, **48**, p. 317-332).

1924. Peterschilka (F.). — Ueber die Kernteilung und Vielkernigkeit bei *Rhizoclonium hieroglyphicum* (*Arch. Prorist.*, **47**, p. 335-349).

1933. Plantefol (L.). — Sur une activité physiologique de quelques pollens. Cristaux de rouge neutre et vacuome du grain de pollen (*Ann. Sci. nat., Bot., Fr.*, 10e série, **15**, p. 261-301).

1952. Preston (R. D.). — *The molecular architecture of plant cell walls* (Chapman et Hall : London). — 1958 *a*. Biophysical and biochemical aspects of some seaweds (*Abstr. 3e Int. Seaweed Symp. Galway*, p. 1-11). — 1958 *b*. The physiological significance of electron microscopic investigations of plant cell walls (*Sci. Prog., G. B.*, **46**, p. 593-605). — 1959. Wall organisation in plant cell (*Internation. Rev. Cyt.*, **8**, p. 33-60).

1953. Preston (R. D.) et Kuyper (B.). — Electron microscopic Investigation of the walls of green *Algae* (II) (*J. exper. Bot.*, **4**, 10, p. 40-43).

1926. Printz (H.). — Die Algenflora des Trondhjemsfjordes (*Skr. norske Vidensk. Akad. Oslo, Mat. Nat.*, **5**, 273 p.). — 1927. *Chlorophyceae* Engler-Prantl, 2e édit., **3**, Leipzig, p. 1-374). — 1932. Observation on the structure and reproduction in *Urospora* Aresch. (*Nyt Mag. Naturvidensk.*, **70**, p. 273-287).

1921. Puymaly (A.). — Sur une Cladophoracée marine (*Rhizoclonium riparium* Harv.) adaptée à la vie aérienne (*C. R. Soc. Biol., Paris*, **85**, p. 358-359). — 1924. Sur le vacuome des Algues vertes adaptées à la vie aérienne. (*C. R. Acad. Sci., Fr.*, **178**, p. 1958-1960).

1868. Rabenhorst (L.). — *Flora europæa algarum aquæ dulcis et submarinæ* (Sectio III, *XX*, p. 461, Leipzig).

1892. Rosenvinge (L. K.). — On nogle vaextforhold hos Slaegterne *Cladophora* og *Chætomorpha* (*Bot. T.*, **18**, p. 29-64).

1806. Roth (A. W.). — *Catalecta botanica* (fasc. 3).

1957. Sager (R.) et Palade (G. E.). — Structure and developement of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell (*J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **3**, p. 463-488).

1954. Sakai (Y.). — On some species of *Spongomorpha* from Hokkaido, Japan (*Sci. Papers Inst. Algal Research, IV*). — 1960. On the structure of the articulation of *Cladophora wrightiana* Harv (*Bull. Jap. Soc. Phycol.*, **8**, p. 1-4).

1934. Schechner-Fries (M.). — Der Phasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth.) Ag. (*Oesterr. bot. Z.*, **83**, p. 241-254).

1879 *a*. Schmitz (F.). — Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen (*Festschr. Naturforch. Gesellsch. Halle*, p. 275-319). — 1879 *b*. Ueber grüne Algen au dem Golf von Athen (*Bot. Zeit.*, **37**, p. 167-175). — 1883. Die Chromatophoren der Algen (*Verhandl. natur. Vereins. prus. Rheinl. Westfal., Bonn*, p. 1-180). — 1884. Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren (*Jahrb. Wissensch. Bot.*, **15**, p. 1-177).

1938. Schorr (L.). — Verdrängungswachstum polysiphoner Bau und ringförmige Zellen bei *Cladophora* (*Arch. Protist.*, **91**, p. 222-236).

1956. Schoser (G.). — Ueber die Regeneration bei den Cladophoraceen (*Protoplasma, Allem.*, **47**, p. 103-134).

1924. Schreiber (E.). — Die Reinkultur von marinen Phytoplankton und der Bedeutung für die Erforschung des Prpduktionsfähigkeit der Meerwassers (*Wissensch. Meeres., Helgoland*, **16**, p. 1-33). — 1942. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung von *Monostroma Grevillei* (Thur.) und *Cladophora rupestris* (L.) (*Planta, Allem.*, **32**, p. 414-417).

1955. Schurz (J.). — Texture of native celluloses as revealed by X-ray (*Phyton*, **5**, 53-66).

1923. Schussnig (B.). — Die Kernteilung bei *Cladophora glomerata* (*Oesterr. bot. Z.*, **72**, p. 199-222). — 1928. Die Reduktionsteilung bei *Cladophora glomerata* (*Oesterr. Bot. Z.*, **77**, p. 62-67). — 1930 *a*. Der Chromosomenzyclus von *Cladophora Suhriana* (*Oesterr. Bot. Z.*, **79**, p. 273-278). — 1930 *b*. Der Generations und Phasenwechsel bei den Chlorophyceen (Ein historischer Rückblick). I. II. (*Oesterr. bot. Z.*, **79**, p. 58-77 et p. 323-332). — 1931. Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora Suhriana* Kützing (*Planta, Allem.*, **13**, p. 474-528). — 1938 *a*. Der Kernphasenwechsel von *Valonia utricularis* (Roth) Ag. (*Planta, Allem.*, **28**, p. 43-59). — 1938 *b*. Der Kernphasenwechsel von *Cladophora gracilis* (*Biol. gen., Autr.*, **14**, p. 129-144). — 1939 *a*. Zur Heterochromosomen-Frage bei der Gattung *Cladophora* (*Oesterr. bot. Z.*, **88**, p. 210-217). — 1939 *b*. Der Generationswechsel bei den Chlorophyceen im Lichte neuerer Erkenntnisse (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **57**, p. 148-154). — 1944. Zur Karyologie von *Cladophora glomerata* (*Ber. Dtsch. bot. Gesellsch.*, **62**, p. 5-6). — 1953. *Handbuch der Protophytenkunde* (Iéna). — 1954 *a*. Gonidiogenese, Gametogenese und Meiose bei *Cladophora glomerata* (L.) Kützing (*Arch. Protistenkunde*, **100**, p. 287-322). 1954 *b*. Nuclear phase alternance and differentiation of the species in the genus *Cladophora* (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 69-73). — 1955. Eine apomeiotische Mutante von *Cladophora utriculosa* Kützing (*Public. Stne zool. Napoli*, **27**, p. 377-390). — 1958. Systematik und Phylogenie der Algen (*Fortschr. Bot.*, **21**, p. 59-73).

1929. Setchell (W. A.). — The genus *Microdictyon* (*Univ. California, Public. Bot.*, **20**, p. 453-588).

1920. Setchell (W. A.) et Gardner (N. L.). — The marine algea of the Pacific coast of North America, II. Chlorophyceae (*Univ. California Public. Bot.*, **8**, p. 139-374).

1957. Silva (P. C.). — Remarks on algal nomenclature (*Taxon*, **6**, p. 141-145).

1942. Singh (R. N.). — Reproduction in *Draparnaldiopsis indica* Bharadwaja (*New Phytologist, G. B.*, **41**, p. 262-273). — 1945. Nuclear phases and alternation of generations in *Draparnaldiopsis indica* Bharadwaja (*New Phytologist, G. B.*, **44**, p. 118). — 1947. *Fritschiella tuberosa* Iyeng. (*Ann. Bot., G. B.*, **11**, p. 159-164). — 1954. Algal life-cycle and classification of the green algae (*8e Congrès Int. Bot. Sect.*, **17**, p. 90-91).

1937. Skuja (H.). — Botanische Ergebnisse der Expedition der Akademie der Wissenschaften in Wien nach Südwest-China, 1914-1918 (*Symbolae Sinicae*, Handel, Mazzetti, I, p. 81-83).

1948. Slootweg (A. F. G.). — The Netherlands' Marine *Cladophora* species (*Blumea*, **6**, p. 274-281).

1933. Smith (G. M.). — *The freshwater algae of the United States* (New-York). — 1938 *a*. Nuclear phases and alternation of generations in the Chlorophyceae (*Bot. Rev., U. S. A.*, **4**, p. 132-139). — 1938 *b*. *Cryptogamic Botany*. I. Algae and Fungi (New-York, p. 1-545). — 1946. On the structure and reproduction of *Spongomorpha coalita* (Rupr.) Collins. (*J. Ind. Bot. Soc.*, p. 201-208).

1809-1819. Smith (J. E.) et Sowerby (J.). — *English Botany*, **29-30**.

1928. Steinecke (F.) et Ziegenspeck (H.). — Veränderungen in Pyrenoid während der Stärkeproduktion (*Ber. dtsch. bot. Gesellsch.*, **46**, p. 678-681).

1953. Steward (F. C.), et Muhlethaler (K.). — The structure and development of the Cell-wall in the *Valoniaceae* as revealed by the electron-microscope (*Ann. Bot., G. B.*, **17**, p. 295-316).

1860. Stizenberger (E.). — *Dr Ludwig Rabenhort's Algen Sachsens resp. Mitteleuropa's Decade I-C.* Systematisch geordnet (mit Zugrundelegung eines neuen Systems (Dresden, p. 16-41).

1951. Strain (H. H.). — The pigments of Algae (*Man. Phyc.*, p. 243-262, Chronica Botanica).

1880. Strasburger. — *Zellbildung und Zelltheilung* (**3**, 1re partie, p. 3-221).

1953. Sundene (O.). — The algal vegetation of Oslofjord (*Skr. norske Videnskr. Akad. Oslo*, **2**, p. 1-244).
1947. Suneson (S.). — Notes on the life-history of *Monostroma* (*Svensk Bot. T.*, **41**, p. 235-246).
1937. Taylor (W. R.). — Marine Algae of the Northeastern Coast of North America (*Ann. Arbor, University of Michigan Press*).
1938. Teodoresco (E. C.). — Sur les mouvements d'agglomération et de dispersion des zoospores d'Algues (*Ann. Sci. nat., Bot., Fr.*, **10**, p. 261-420).
1959. Thompson (R. H.). — The life cycles of *Cephalenas* and *Stomatochroon*. (*9e Congrès Int. Bot., Montréal*, II, p. 397).
1843. Thuret (G.). — Observation sur le mouvement des spores des Algues (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, **19**, p. 2). — 1850. Recherches sur les zoospores des Algues et les anthéridies des Cryptogames (*Ann. Sc. Nat.*, **14**, p. 214-260).
1878. Thuret (G.) et Bornet (E.). — *Etudes Phycologiques* (Paris).
1901. Timberlake (H. G.). — Starch-formation in *Hydrodictyon utriculatum* (*Ann. Bot., G. B.*, **15**, p. 619-635).
1935-1959. Troll (W.). — *Vergleichende Morphologie der Pflanzen* (Berlin).
1922. T'Serclaes (J. de). — Le noyau et la division nucléaire dans les *Cladophora glomerata* (*Cellule, Belg.*, **32**, p. 313-326).
1958. Valet (G.). — Monographie des *Cladophora* de la région de Sète (*Naturalia Monspeliensia, Bot.*, **10**, p. 113-166).
1952. Waern (M.). — Rocky-shore algae in the Oeregrund archipelago (*Acta Phytogeog. Suecica*, **30**, p. 1-298).
1889. Went (F. A. F. C.). — Die Vacuolen in der Forpflanzungszellen der Algen (*Bot. Zeit.*, **12**, p. 198-206). — 1890. Die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen (*Jahrb. Wissensch. Bot.*, **21**, p. 299-366).
1904. West (G. S.). — *A treatise on the British Fresh-water Algae* (Cambridge Univ. Press.). — 1916. Algae-Myxophycieae, Peridineae; *Bacillarieæ Chlorophyceæ together with a brief summary of the occurence and distribution of fresh-water algae* (*I*, Cambridge Univers. Press).
1927. West (G. S.) et Fritsch (F. E.). — *A treatise on the British Fresh-water Algae* (Cambridge, p. 1-534).
1951. Widder (F.). — Grundformen des pflanzlichen Phasenwechsels (*Phyton, Ann. rei bot., Oesterr.*, **3**, p. 252-274).
1899. Wille (N.). — Undersögelser angaaende Cellkjärnens Forhold hos Slaegten *Acrosiphonia* (J. Ag.) Kjellm. (*Bot. Not. Sverige*, p. 281). — 1900. Die Zellkerne bei *Acrosiphonia* (J. Ag.) Kjellman (*Bot. Zble., Dtsch.*, **81**, p. 238-239). — 1900-1901. Ueber einige *Rhizoclonium*-Arten (*Norsk. Videnskr. Selsk. Skr., Mat. Nat. Kl.*, **6**, p. 34-41). — 1909. Ueber *Wittrockiella* nov. gen. (*Nyt Mag. Naturvidenskab., Christiania*, p. 47). — 1911. *Cladophoraceae* (Natürlichen Pflanzenfamilien Engler-Prantl, I, p. 114-119, Leipzig).
1877. Wittrock (V. B.). — On the development and the systematic arrangement of *Pithophoraceæ* (*Acta soc., vol. extr.*).
1923. Wurdach (M. E.). — Chemical composition of the walls of certain Algae (*Ohio Jour. Sci.*, **23**, p. 181).
1952. Ziegenspeck (H. H.). — Ueber den Aufbau der Wandungen von *Cladophora glomerata* in Lichte der verfeinerten Methoden der Lichtmikroskopie (*Protoplasma, Allem.*, **41**, p. 15-20).
1923. Zimmermann (W.). — Neue einzellige Helgoländer Meeresalgen zugleich ein Beitrag zur Polaritätsfrage der Algen (*Ber. dtsch. bot. Gesselsch.*, **41**, p. 285-291).
1930-1932. Yamada (Y.). — Notes on some japanese Algae. II (*J. Fac. Sci., Hokkaido imp. Univ., Bot.*, **1**, p. 65-76).

PLANCHES I A XVI

PLANCHE I

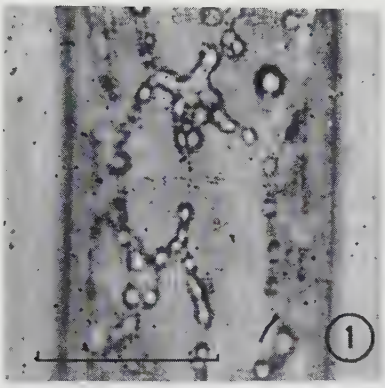
1. *Cladophora crystallina :* fragment de la membrane en vue superficielle, montrant les stries rectilignes en réseau orthogonal, dont l'inclinaison avec l'axe longitudinal de l'article est nulle. (Observation au microscope ordinaire.)

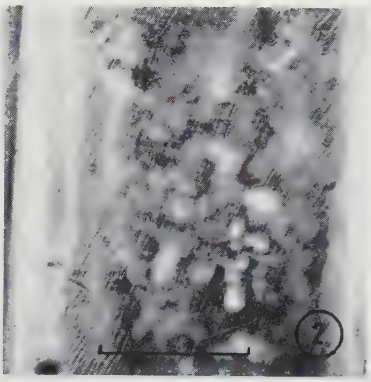
2. *Cladophora rupestris :* portion de la membrane à réseau orthogonal en spirale. (Observation au microscope interférentiel.)

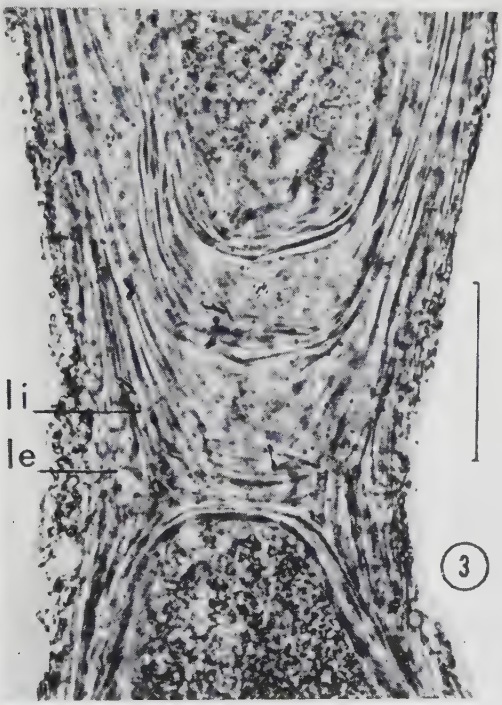
3. *Cladophora rupestris* (traitement à HCl à 6 % pendant 20 minutes). Coupe optique longitudinale au niveau d'une articulation mettant en évidence la structure lamelleuse de la membrane. (Noter l'emboîtement des lamelles du cadre cellulaire proprement dit *(li)* et les lamelles externes *(le)*, propres au filament.)

4. *Cladophora rupestris :* cloisonnement transversal d'un article apical s'opérant au milieu de l'article par une constriction annulaire et élaboration d'un diaphragme *(d)* centripète apparaissant en blanc sur la photographie. (Observation vitale.)

Echelle : 50 µ.


1


2


li
le
3

d
4

PLANCHE II

Diagrammes de diffraction de rayons X mettant en évidence la différence de l'organisation moléculaire de la membrane chez quelques Cladophoracées. Rayonnement monochromatique CuKα. Irradiation perpendiculaire aux filaments d'Algues. (Interprétation dans le texte.)

1. *Cladophora expansa.*
2. *Cladophora pellucida.*
3. *Urospora mirabilis.*
4. *Acrosiphonia spinescens.*
5. *Spongomorpha lanosa.*

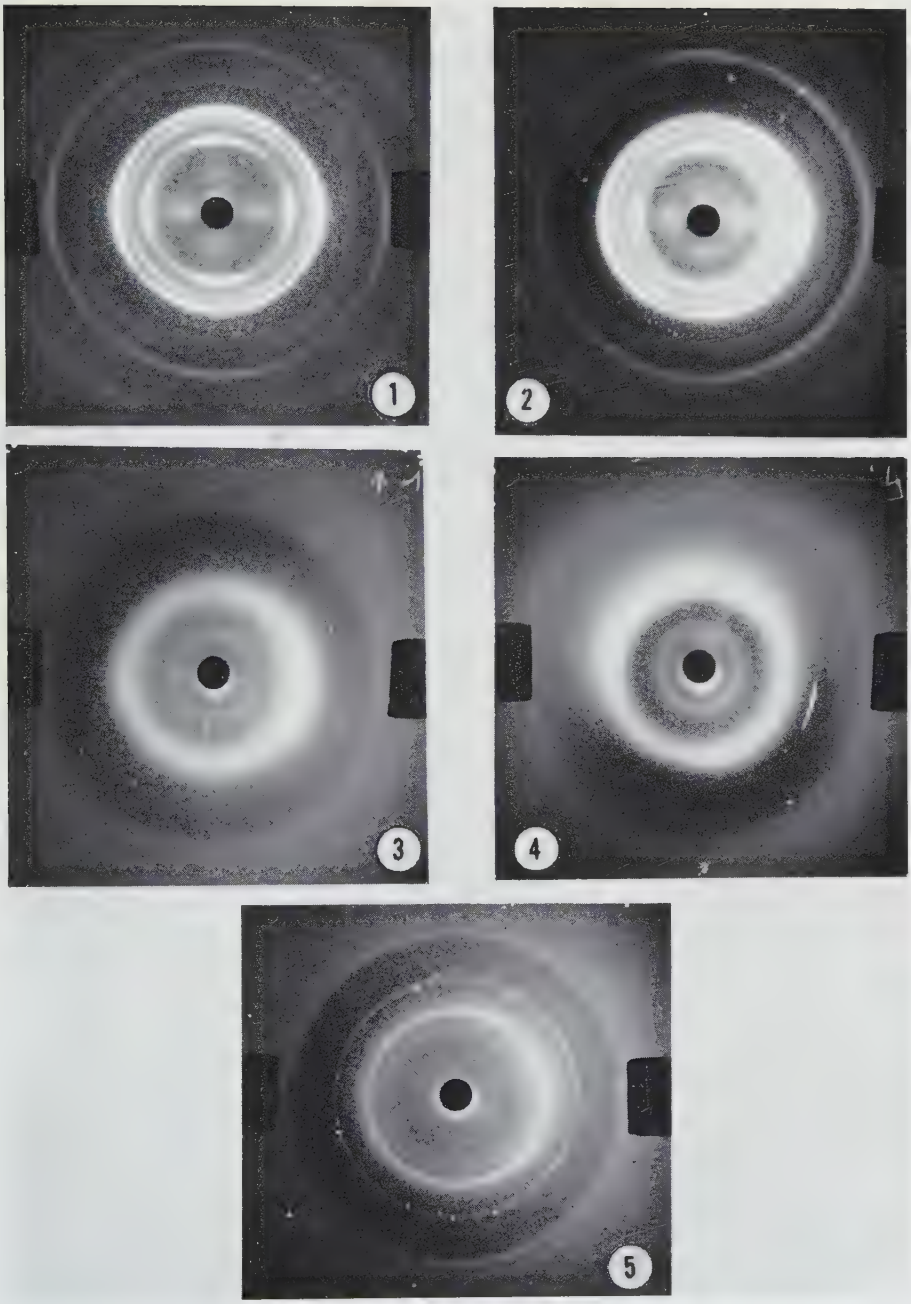

1
2
3
4
5

PLANCHE III

*Evolution de l'appareil plastidial chez l'*Acrosiphonia spinescens.

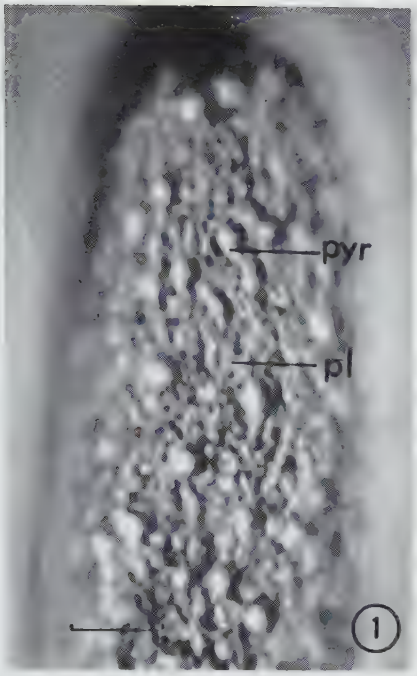
1. Portion terminale d'une cellule apicale : plaste dense plissé *(pl.)*, faiblement perforé et muni de petits pyrénoïdes *(pyr.)*. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

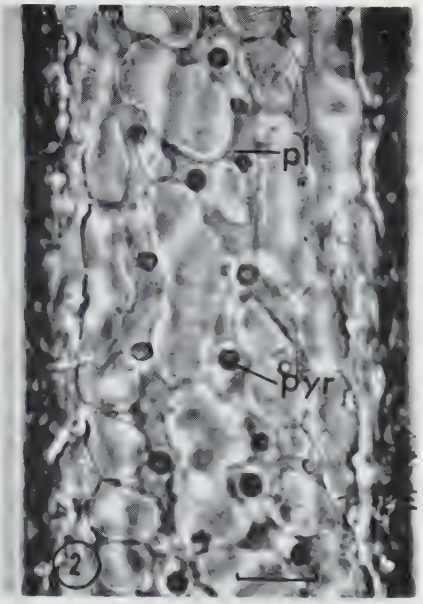
2. Portion d'une cellule intercalaire dans la région subapicale du thalle, montrant, sous son aspect typique, le manchon plastidial pariétal *(pl.)* devenu largement fenestré mais parfaitement continu. Noter l'absence d'inclusions amylacées stromatiques et la faible quantité d'amidon pyrénoïdien *(pyr.)*. (Coloration au Lugol, observation au microscope ordinaire.)

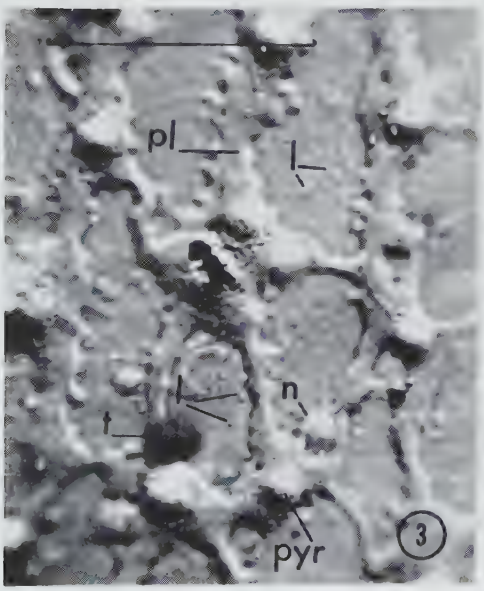
3. Détail du réseau plastidial différencié *(pl.)*, mettant en évidence le bord denté de celui-ci et des pyrénoïdes faiblement développés *(pyr.)*, mais faisant saillie hors de la lame plastidiale. Dans le cytoplasme, noter la présence de noyaux *(n.)* et de globules lipidiques *(l.)* (*t.*, précipités phénoliques). (Matériel fixé à l'eau de mer formolée, observation au microscope interférentiel.)

4. Portion d'une cellule âgée dans la région inférieure du thalle; oblitération complète des fenêtres plastidiales. Remarquer l'abondance en matières élaborées, les grosses plaques amylacées polypyramidales autour des pyrénoïdes *(pyr.)*, et de nombreux grains d'amidon stromatique *(a.)*. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

Echelle : 20 μ.


pyr
pl
1


pl
pyr
2


pl
l
l
n
t
pyr
3

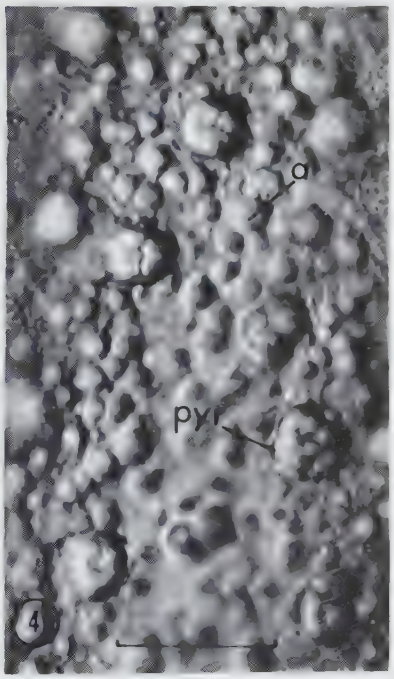

a
pyr
4

PLANCHE IV

Appareil plastidial.

1. *Spongomorpha lanosa :* différenciation du plaste en relation avec l'élongation de la cellule dans un filament terminal. Noter la fenestration *(f.)* progressive du manchon plastidial de haut en bas des filaments, l'existence d'un plaste continu *(pl.)* renfermant des pyrénoïdes, mais dépourvu d'amidon stromatique (*n.*, noyau). (Observation vitale au microscope interférentiel.)

2. *Urospora mirabilis :* aspect du plaste pariétal *(pl.)* pyrénifère à perforation en boutonnière. (Observation vitale au microscope ordinaire.)

3. *Cladophora rupestris :* fragment de l'appareil plastidial, avec mise au point sur les pyrénoïdes proéminents *(pyr.)*, vus en coupe optique. Remarquer l'orientation variable des pyrénoïdes : les pyrénoïdes cratériformes sont vus de profil, les pyrénoïdes à coque amylacée fendue sont en vue polaire ou de face. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

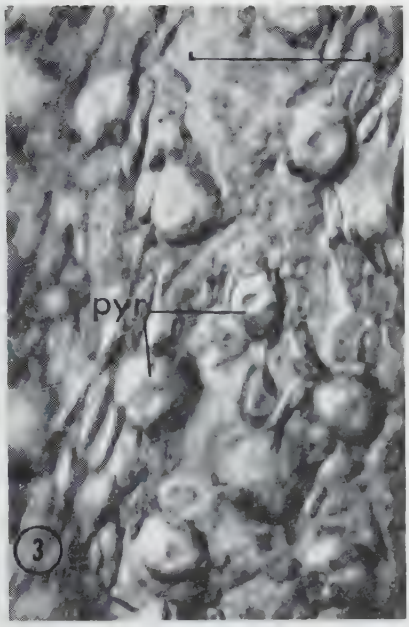
3′. Même sujet : mise au point sur le plaste *(pl.)*. Noter la fragmentation de celui-ci en éléments de formes diverses, renfermant un pyrénoïde ou non. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

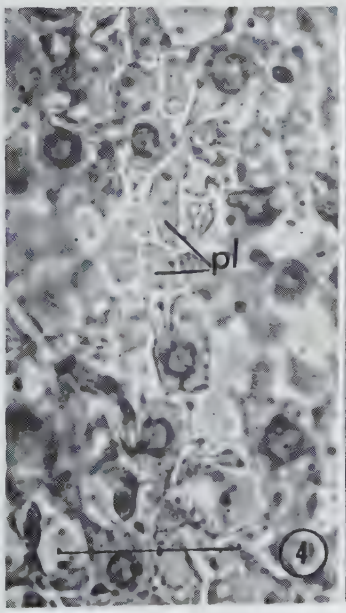
4. *Cladophora utriculosa :* portion de plaste : réseau pariétal nettement disloqué en plaques angulaires *(pl.)* renfermant chacune un pyrénoïde ou des grains amylacés, ou les deux à la fois. (Coloration au Lugol, observation au microscope ordinaire.)

Echelle : 20 µ.

f
pl
n
1

pl
2


pyr
3


pl
4

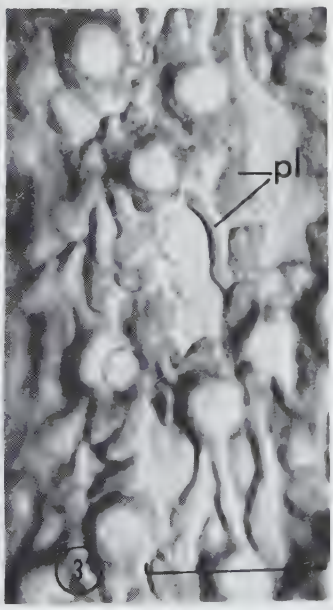

pl
3

PLANCHE V

1. *Acrosiphonia spinescens :* portion d'une cellule intercalaire en cours de cloisonnement transversal, montrant la large bande de resserrement annulaire et le début de formation de diaphragme centripète *(d.)*. Noter la vésiculisation concomitante de l'aire cytoplasmique pariétale (comparer avec planche I, photographie 4). (Observation vitale, microscope ordinaire.)

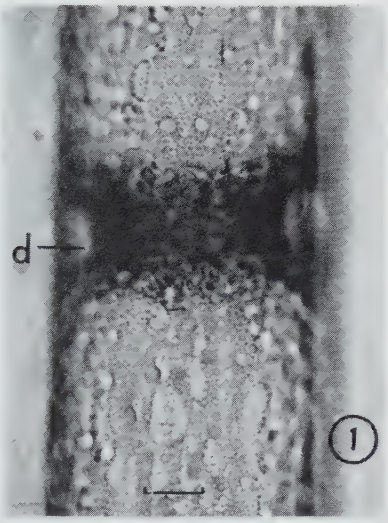
2. *Cladophora pellucida :* cristaux protéiques tétraédriques isolés de leur vacuole après vidage du contenu cellulaire. Noter leur taille variable. Troncature due à une coupe optique. (Observation vitale au microscope ordinaire.)

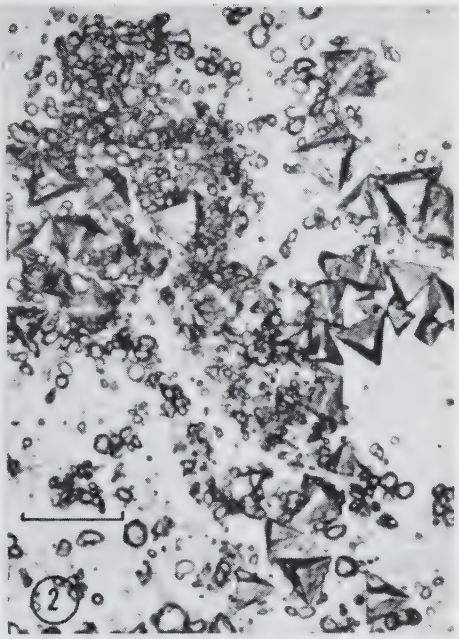
3. *Acrosiphonia spinescens :* vue superficielle d'une cellule intercalaire : localisation, profusion et petitesse des noyaux (*n.*, noyaux; *pyr.*, pyrénoïdes; *pl.*, plaste). (Coloration au Lugol, observation microscope ordinaire.)

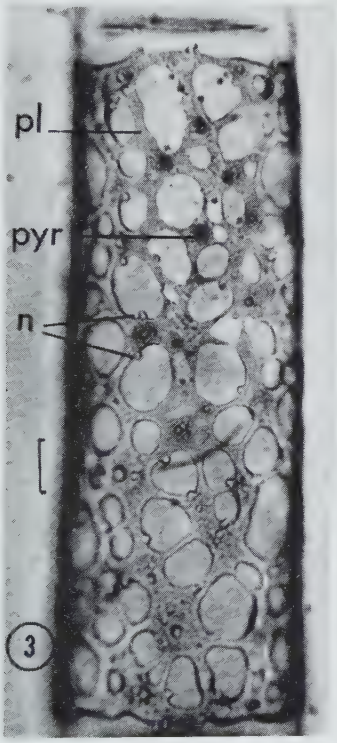
4. *Spongomorpha lanosa :* quelques cellules intercalaires montrant la relation entre les vacuoles centrales *(vc.)* et les vacuoles périphériques *(vp.)*. (Coloration vitale au bleu de crésyle; poussée à fond, observation au microscope ordinaire.)

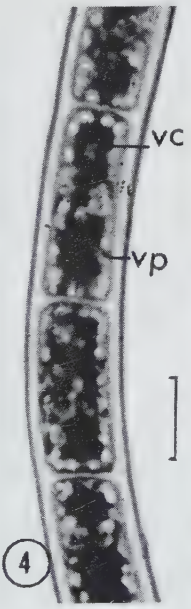
5. *Acrosiphonia spinescens:* fragment d'une cellule apicale vue en coupe optique, mettant en évidence le réseau cytoplasmique transvacuolaire. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

Echelle : 20 µ.


d
1


2


pl
pyr
n
3


vc
vp
4

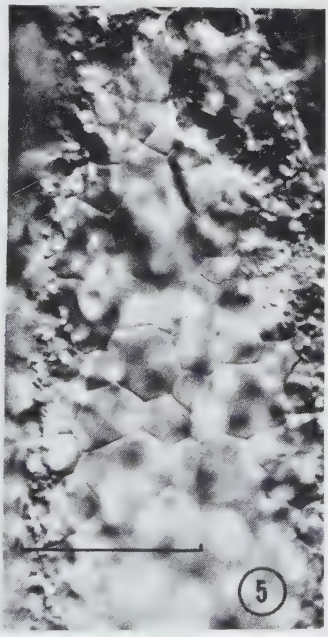

5

PLANCHE VI

*Gamétogenèse chez l'*Acrosiphonia spinescens.

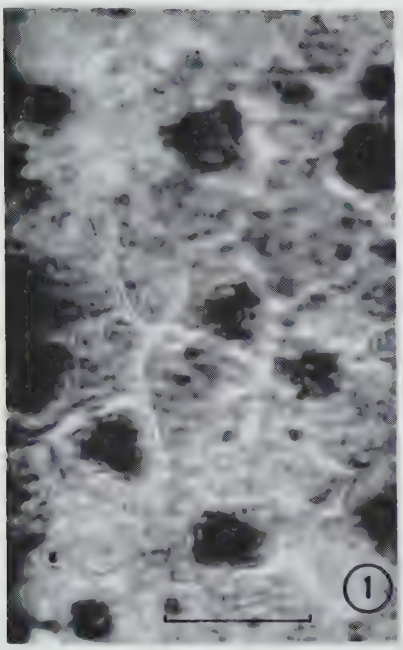
1. Portion d'un gamétocyste montrant la fragmentation du plaste en plaques individualisées, soit pyrénifères, soit apyrènes, mais toujours pourvues de grains amylacés. (Coloration au Lugol.)

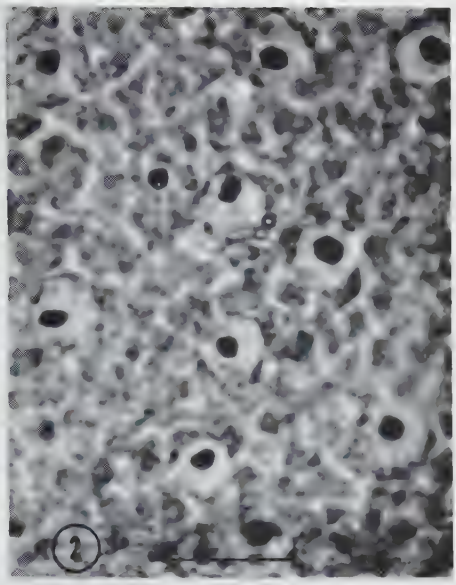
2. Fragment d'un gamétocyste à un stade plus avancé, mettant en évidence le morcellement du protoplasme en éléments de plus en plus petits. Certains d'entre eux sont en cours de division. Les gros pyrénoïdes, en noir, sont entourés de leur coque amylacée en voie de disparition. (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

3. Un gamétocyste entier, montrant une des premières divisions des noyaux gamétogènes. Noter les divisions conjuguées des noyaux, tous en métaphase, vue de profil. (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

4. Stade plus avancé de la gamétogenèse illustrant la grande profusion des noyaux dont les divisions sont encore absolument synchrones. Tous les noyaux sont en anaphase tardive. (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

Echelle : 20 μ.


1


2

3

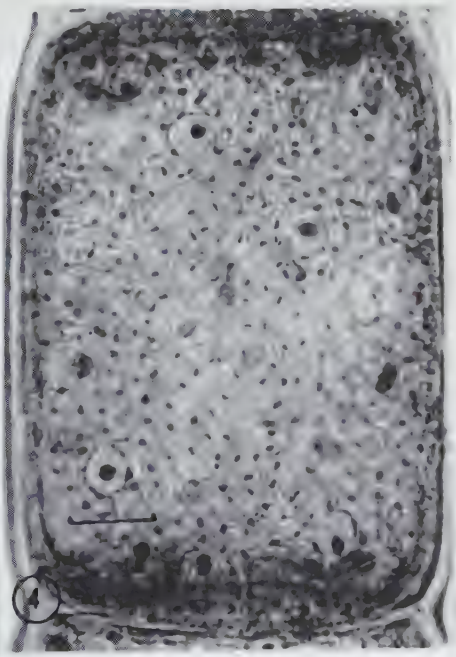

4

PLANCHE VII

1. *Acrosiphonia spinescens :* gamétocyste vide mettant en évidence l'appareil de déhiscence formé d'un clapet semi-circulaire, délimitant un bord légèrement denté. Noter l'absence de toute striation membranaire (comparer avec planche I, photographies 1 et 2). (Observation vitale.)

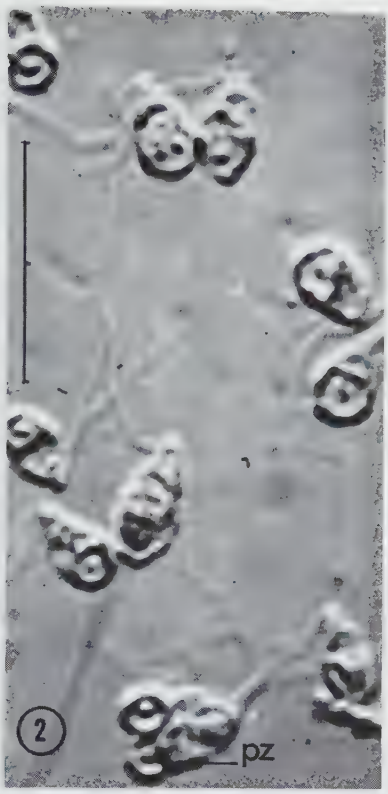
2. *Acrosiphonia spinescens :* gamètes libérés. Noter la différence de taille des gamètes, l'insertion des fouets sur une papille flagellifère, les gros pyrénoïdes d'aspect cratériforme, situés dans un plaste postérieur. En bas, un planozygote *(pz.)* isogame, muni de 4 fouets. (Observation après fixation aux vapeurs osmiques.)

3. *Acrosiphonia spinescens :* individus parthénogénétiques, en culture, obtenus à partir de gamètes restants (âge : 20 jours). Noter le degré variable du développement. En bas, à gauche, un disque pluricellulaire, rampant *(d.)*; les autres individus ont déjà formé, à partir de l'appareil rampant, des filaments dressés *(fd.)*. (Observation vitale.)

4. *Acrosiphonia spinescens :* individu parthénogénétique (âgé de 25 jours) à protonéma rampant *(pr.)* et à filaments dressés *(fd.)*. (Observation vitale.)

Echelle : 20 μ.

1


2
pz

fd
pr
4

fd
d
3

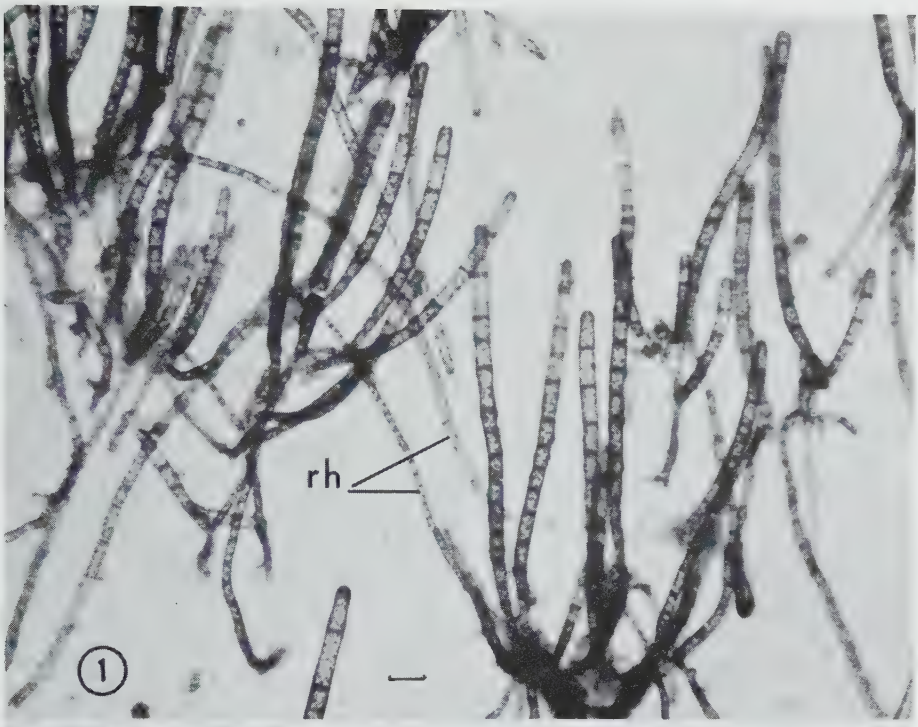
PLANCHE VIII

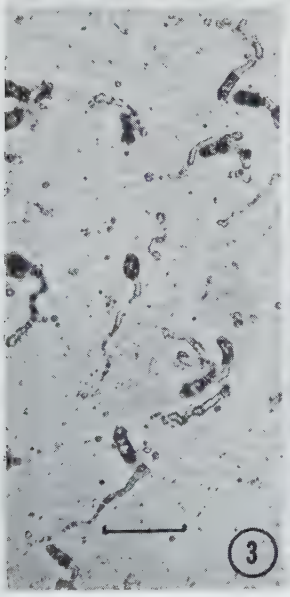
1. *Acrosiphonia spinescens :* aspect de culture d'individus parthénogénétiques (âgés de 30 jours). Noter le développement intense des rhizoïdes *(rh.)*. (Observation vitale.)

2. *Acrosiphonia spinescens :* coexistence, dans une même culture, d'individus parthénogénétiques *(a.)* à filaments dressés, déjà ramifiés, et de zygotes à développement codioloïde *(c.)*. (Observation vitale.)

3. *Acrosiphonia spinescens :* détail montrant les zygotes en forme de têtards, munis chacun d'un long stipe incolore (âgés de 30 jours). (Observation vitale.)

Echelle : 20 µ.


rh
1


3

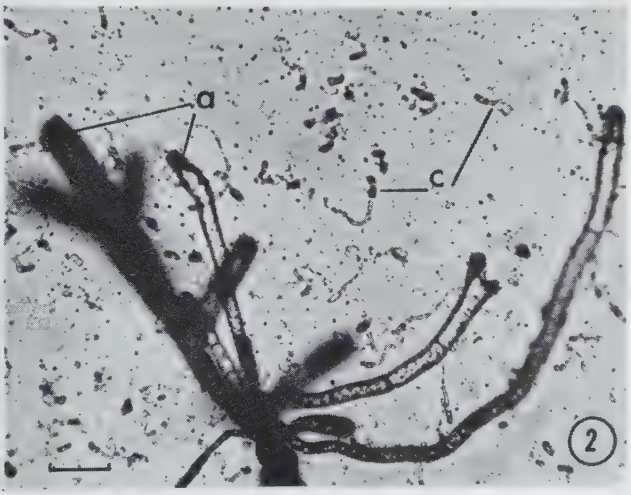

a
c
2

PLANCHE IX

1. Habitat du *Codiolum petrocelidis*. On distingue les enclaves coccoïdes du *Codiolum* (C.) enchâssées entre les filaments de l'Algue-hôte, le *Petrocelis cruenta* (P.). (Préparation obtenue par écrasement.)

2. *Codiolum petrocelidis :* aspect typique d'un individu isolé, bourré de matière de réserve (*l.*, lipide; *st.*, stipe). (Observation vitale.)

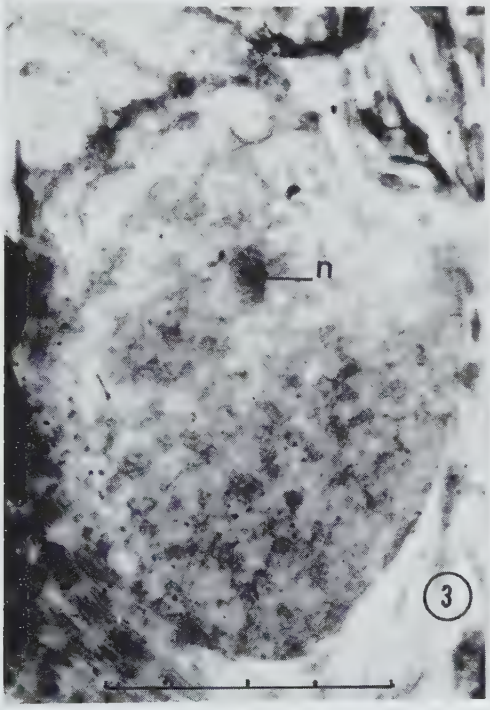
3. *Codiolum petrocelidis :* vue d'un individu entier montrant son noyau unique à un nucléole (*n.*, noyau). (Coloration à l'hématoxyline ferrique de Regaud.)

4. *Codiolum gregarium :* sporophyte de l'*Urospora mirabilis*. Aspect général. Noter l'absence d'épaississement membranaire au sommet. (Observation vitale.)

Echelle : 1, 80 μ; 2 et 3, 20 μ; 4, 250 μ.

P
C
1

l
st
2


n
3

4

PLANCHE X

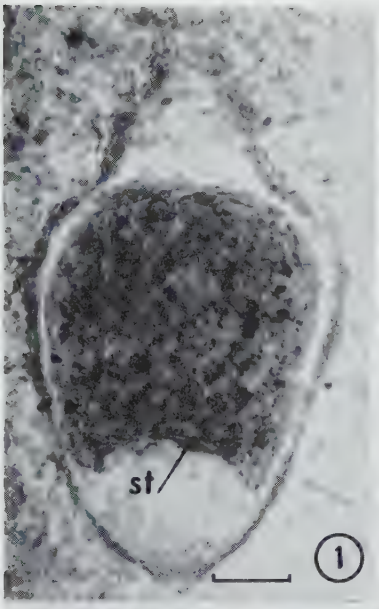
1. *Codiolum petrocelidis :* individu fertile (hiver) dont les spores sont repoussées vers l'extrémité de la cellule. Noter les stigmas doubles *(st.)*. (Observation vitale.)

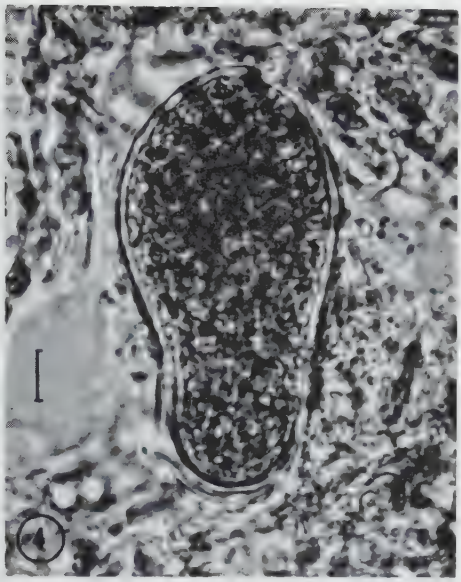
2. *Codiolum petrocelidis :* individu (hiver) *in situ* ayant émis ses spores; on décèle, pour chacune, un stigma double *(st.)* et un pyrénoïde. (Observation vitale.)

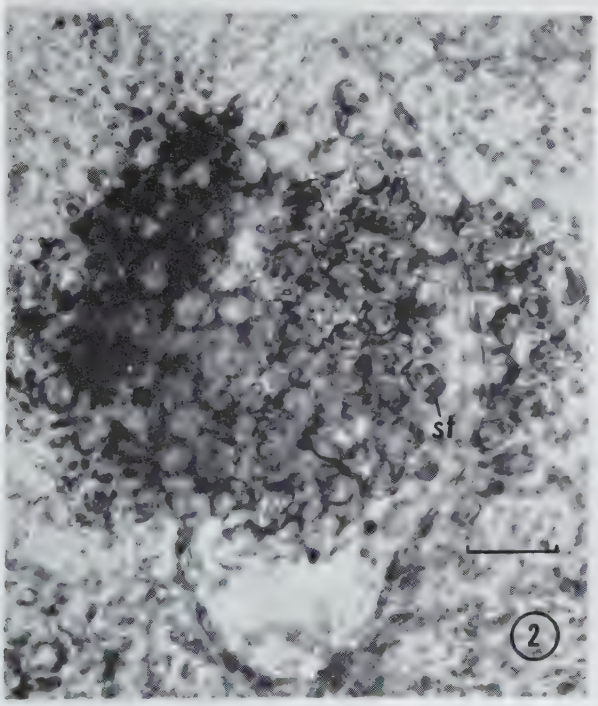
3. *Codiolum petrocelidis :* zoospore nettement quadriflagellée. (Observation au microscope interférentiel.)

4. *Codiolum petrocelidis :* individu printanier fertile obtenu à partir du *Codiolum* et ayant redonné le *Codiolum*. (Observation vitale.)

Echelle : 10 μ.


st
1


4


sf
2

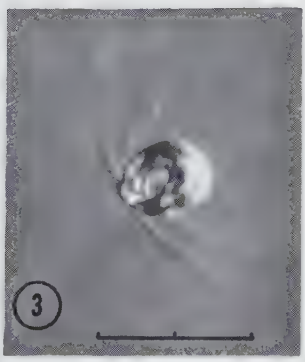

3

PLANCHE XI

Développement des zoospores du Codiolum petrocelidis *en culture.*

(Observations vitales.)

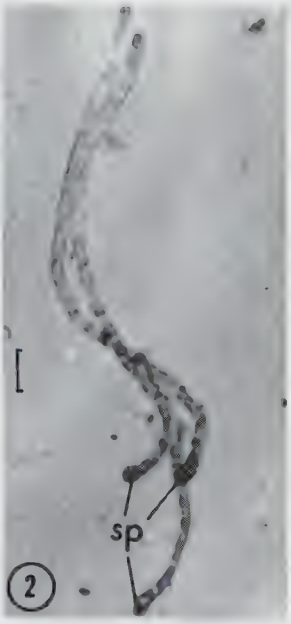
1. Début de formation d'individus filamenteux (protonémas de l'*Acrosiphonia spinescens*).
   a, b, c, d, stades successifs.

2. Trois protonémas rampants, encore dépourvus de rameaux dressés (*sp.*, spores initiales).

3. Coexistence, dans la même culture, de filaments protonématiques rampants *(pr.)* et de disque cellulaire à digitations dichotomiques *(d.)* (*rd.*, ébauche de rameau dressé).

Echelle : 30 μ.

c
b
a
d
1


sp
2

pr
rd
d
3

PLANCHE XII

Suite du développement d'individus filamenteux (Acrosiphonia spinescens) *issus de zoospores du* Codiolum petrocelidis. (Observations vitales.)

1. Individu composé de filaments dressés ramifiés *(fi.)*, issus d'un massif discoïde pluricellulaire *(d.)*, montrant la structure hétérotriche.

2. Individu composé de filaments dressés *(fi.)*, pas encore ramifiés, issus d'un protonéma rampant (*i*, spore initiale).

3. Individus possédant un appareil rampant mixte, à la fois filamenteux *(pr.)* et discoïde *(d.)*.

4. Aspect de culture (40 jours) mettant en évidence l'existence de développement rhizoïdal *(rh.)*, accompagné du ralentissement de la croissance de l'appareil dressé *(fi.)*.

Echelle : 100 µ.

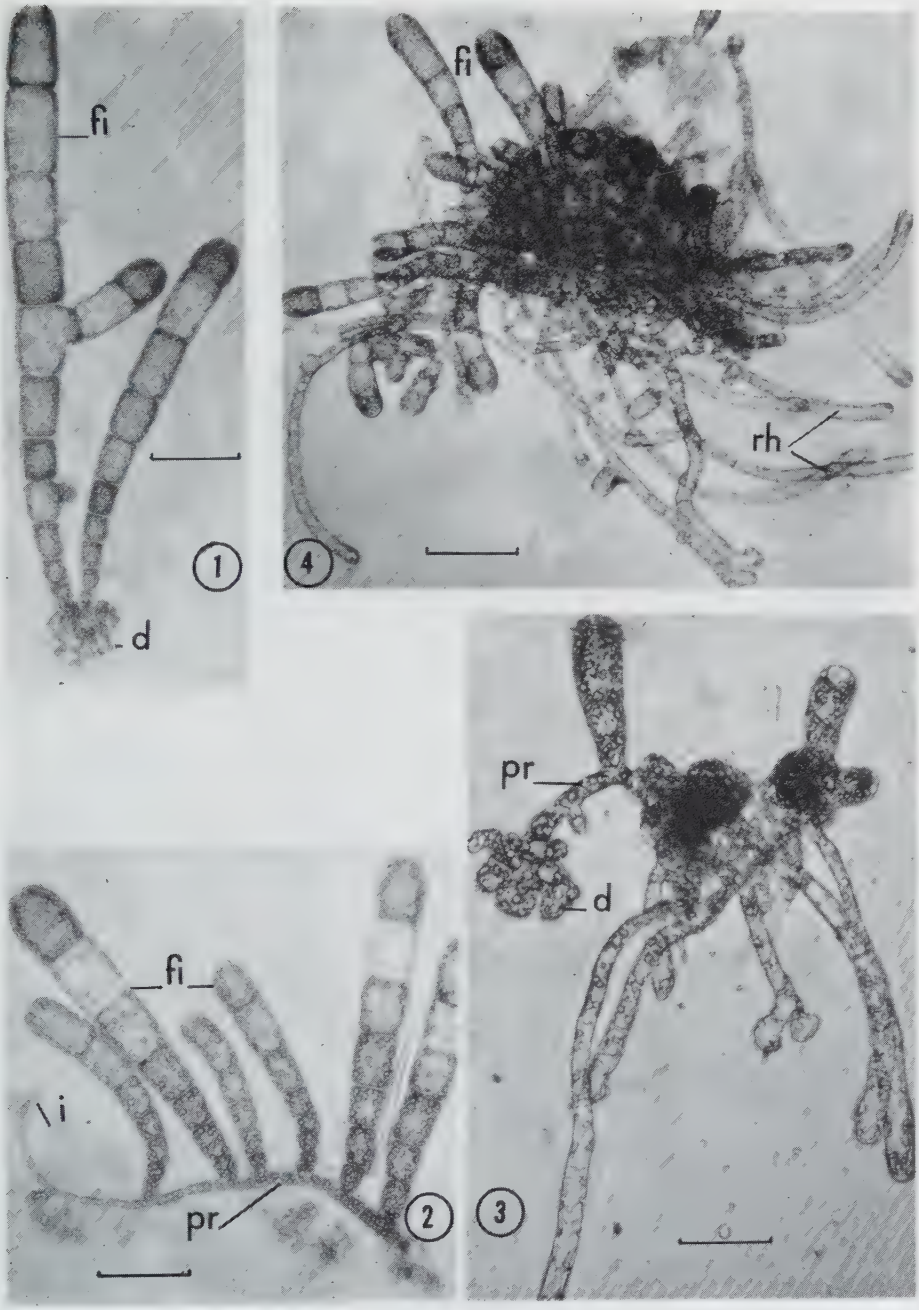

fi
d
1
fi
rh
4
pr
d
fi
i
pr
2
3

PLANCHE XIII

Reproduction du Spongomorpha lanosa.

1. Segmentation régulière du contenu cellulaire lors de la gamétogenèse. La cellule supérieure *(a.)* est en première segmentation. La cellule inférieure *(b.)* s'est déjà segmentée en 4 compartiments gamétogènes.

2. Gamétocyste mûr : noter les stigmas doubles des gamètes *(st.)*. (Observation vitale.)

3. Emission des gamètes et amas de copulations. (Observation vitale.)

4. Gamètes isolés : noter les deux flagelles; en bas, planozygote isogame à 4 flagelles *(pz.)*. (Coloration à la fuchsine phéniquée de Ziehl-Nielsen.)

5. Zygotes venant de se fixer. (Observation vitale.)

6. Zygotes âgés d'un mois. (Observation vitale.)

Echelle : 1, 2, 3, 4 et 6 : 20 μ; 5 : 100 μ.

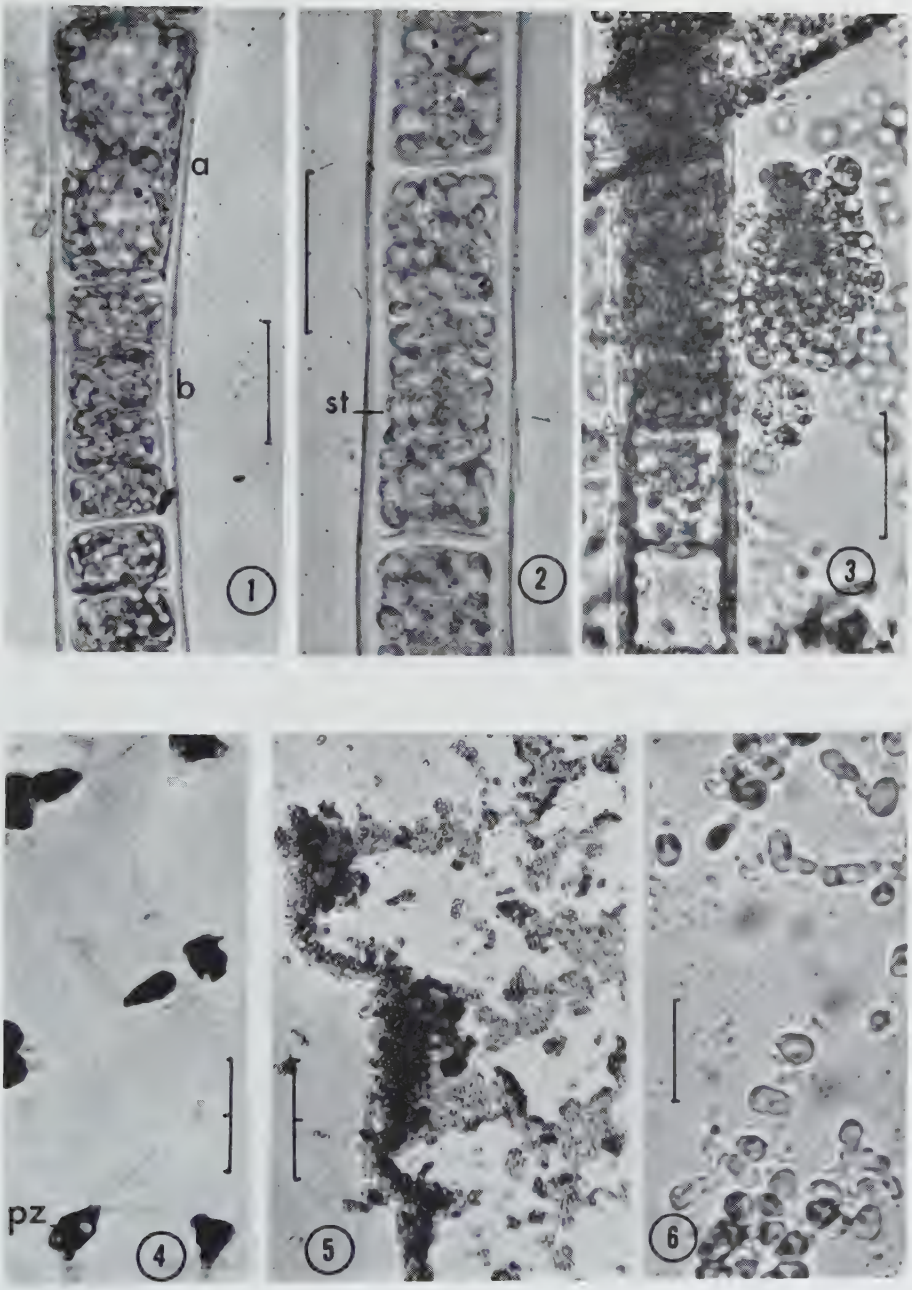

a
b
st
pz
1
2
3
4
5
6

PLANCHE XIV

1. *Chlorochytrium inclusum :* aspect typique d'un individu végétatif isolé de son hôte *(Polyides rotundus)*. Noter l'épaississement membranaire à son sommet, le plaste unique perforé et l'existence de gros pyrénoïdes *(pyr.)*. (Observation vitale.)

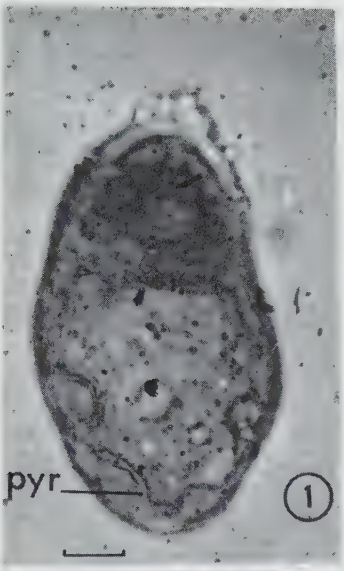
2. *Chlorochytrium inclusum :* zoospore nettement quadriflagellée. (Observation vitale au microscope interférentiel.)

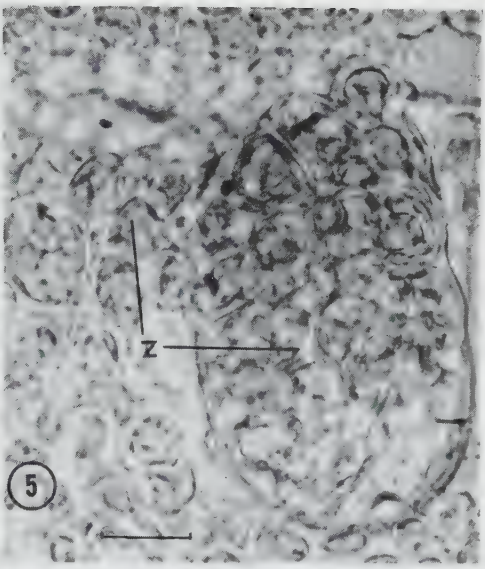
3. *Chlorochytrium inclusum :* divers stades du développement d'individus filamenteux cloisonnés *(Spongomorpha lanosa)*, issus des zoospores quadriflagellées, indiquant le début de formation du protonéma.

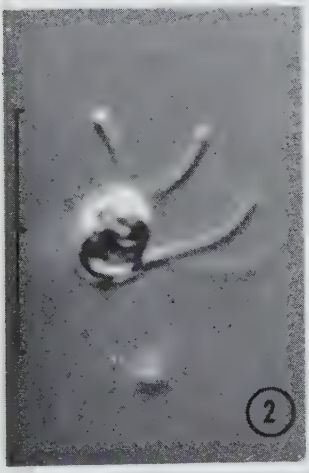
4. *Chlorochytrium inclusum :* stade plus avancé représentant un protonéma *(pr.)* garni de quelques filaments dressés *(fi.)* et de deux ébauches de rameaux *(e.)*. (Comparer avec la figure 10 [6 et 7].)

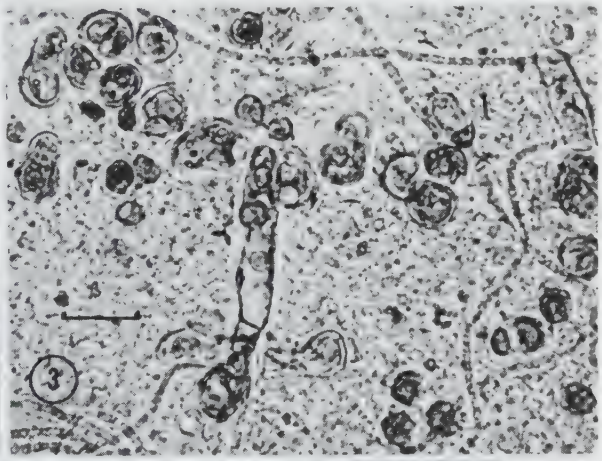
5. *Chlorochytrium inclusum :* développement des zoospores *(z.)* à l'intérieur et au voisinage de la cellule-mère. (3, 4, 5 : observations vitales.)

Echelle : 20 μ.


pyr
1


z
5


2


3

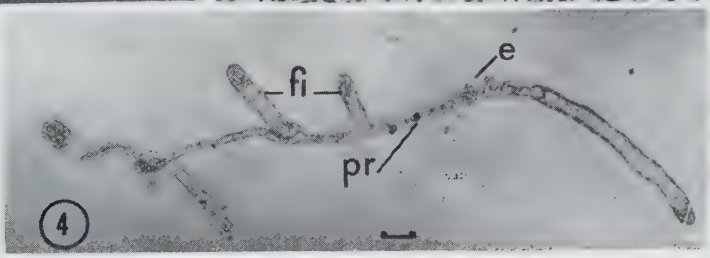

fi
e
pr
4

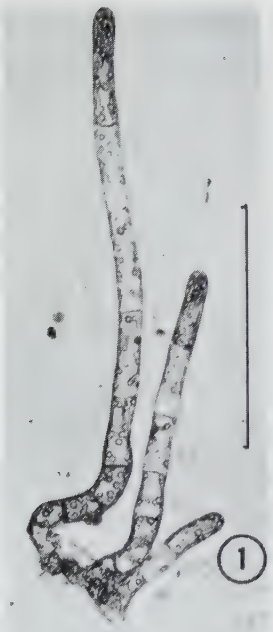
PLANCHE XV

1. Jeune plantule, non encore ramifiée, du *Spongomorpha lanosa*, obtenue en culture, à partir de zoospores du *Chlorochytrium inclusum*, âgée de 20 jours. (Observation vitale.)

2. Un aspect de la culture de ces plantules, mais âgées de 30 jours (touffes du *Spongomorpha lanosa*). (Observation vitale.)

3. Détail d'une touffe montrant les premières ramifications des filaments dressés. (Observation vitale.)

Echelle : 150 μ.


1

3

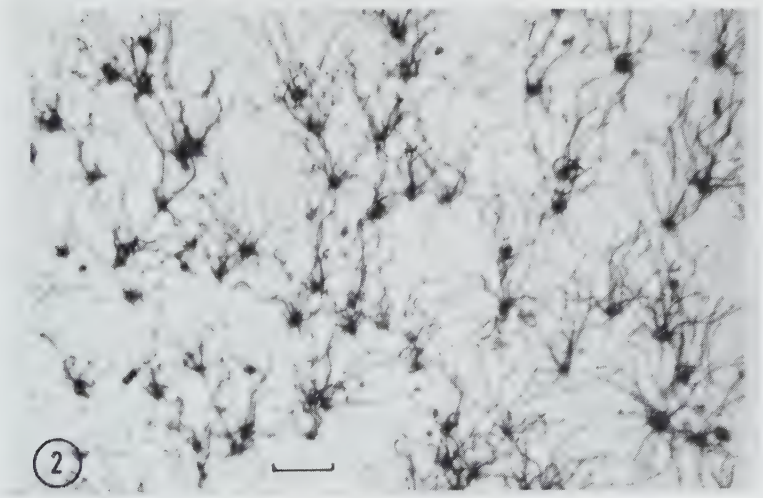

2

PLANCHE XVI

1. *Spongomorpha lanosa :* portion fertile d'un thalle obtenu au laboratoire à partir de zoospores du *Chlorochytrium inclusum* (individu âgé de 60 jours). Noter les gamétocystes sériés *(g.)*. (Observation vitale.)

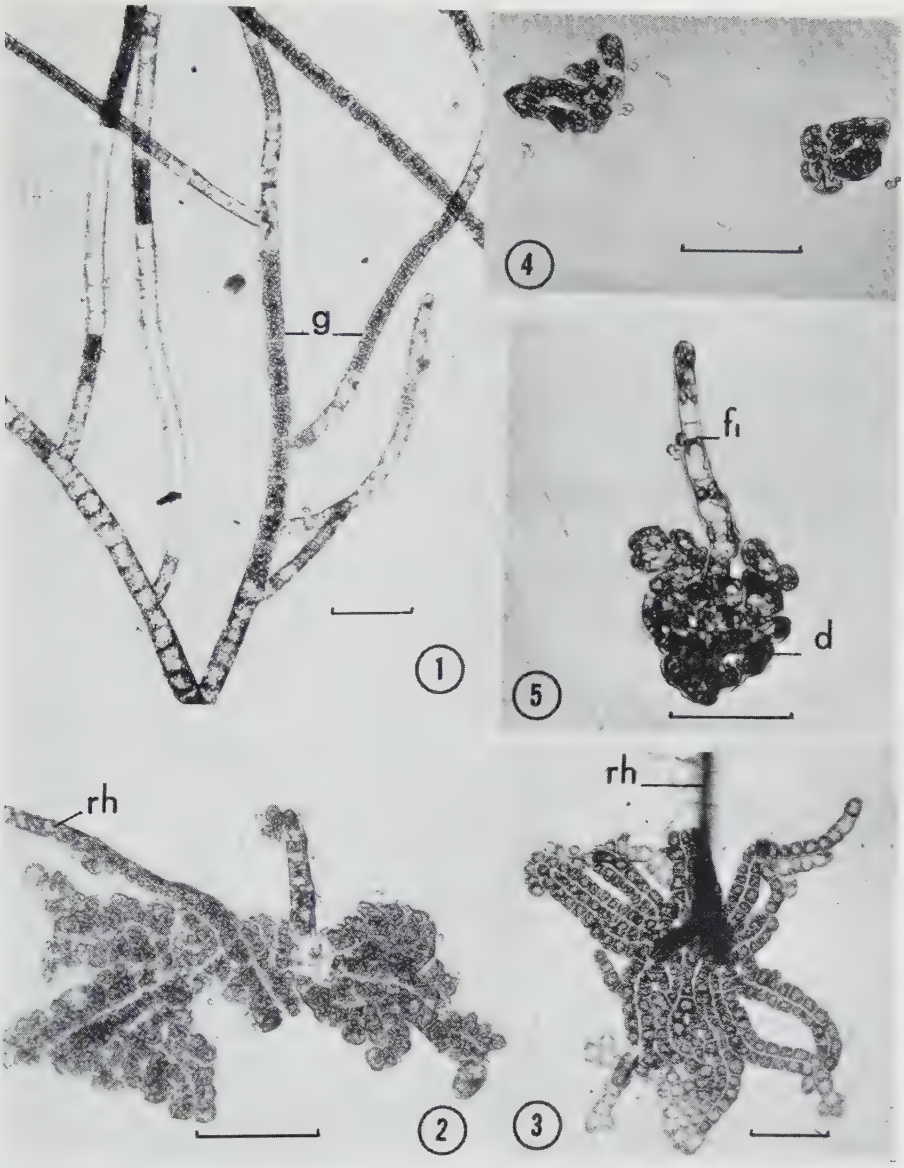
2. *Spongomorpha lanosa* (en culture) : disque pluricellulaire né à l'extrémité d'un rhizoïde descendant *(rh.)* (formation d'un appareil prostré secondaire). (Observation vitale.)

3. *Acrosiphonia spinescens :* même légende que 2 (*rh.*, rhizoïde descendant vertical). (Observation vitale.)

4. *Spongomorpha lanosa :* massif pluricellulaire isolé d'origine rhizoïdale. (Observation vitale.)

5. *Spongomorpha lanosa :* début de formation du filament dressé *(fi.)* à partir du disque isolé *(d.)* d'un rhizoïde. (Observation vitale.)

Echelle : 50 µ.


g
1
4
f1
d
5
rh
2
rh
3

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté.

DONNÉES RÉCENTES SUR L'ULTRASTRUCTURE DES PLASTES, DES MITOCHONDRIES ET DE L'APPAREIL DE GOLGI CHEZ LES VÉGÉTAUX EUCARYOTES CHLOROPHYLLIENS

Vu et approuvé :

Paris, le 15 mars 1962.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc Zamanski.

Vu

et permis d'imprimer :

Le Recteur
de l'Académie de Paris,

Jean Roche.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 4e trim. 1962. N° d'ordre : 579.
Masson et Cie, Edit., Paris. Dépôt légal : 4e trim. 1962. N° d'ordre : 3899.
(Printed in France.)